Beiträge zur Kenntnis der Jugendphasen des Flusskrebses

Astacus fluviatilis (Rond.) L.

mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose

INAUGURALDISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

VON

Albert BIEBER

aus BASEL

GENÈVE

IMPRIMERIE A. KUNDIG

1940

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546711_0038

Beiträge zur Kenntnis der Jugendphasen des Flusskrebses

Astacus fluviatilis (Rond.) L.

mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose

INAUGURALDISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT

DER UNIVERSITÄT BASEL

VON

Albert BIEBER

aus BASEL

GENÈVE

IMPRIMERIE A. KUNDIG

1940

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der

Herren Professoren Dr. Portmann und Handschin.

Basel, den 2. März 1939.

Prof. Dr. P. Ruggli,
Dekan.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 47, nº 21. — Décembre 1940.

Beiträge zur Kenntnis der Jugendphasen des Flusskrebses

Astacus fluviatilis (Rond.) L.

mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose

von

Albert BIEBER

Basel.

Mit 8 Textfiguren und 16 Tabellen.

INHALTSÜBERSICHT

Seiten

EINLEITUNG 391

KAPITEL I: *Biologische Notizen über adulte Tiere.*

1. Krebse in Gefangenschaft 393
2. Kopulation, Eiablage und Befruchtung der Eier 396

KAPITEL II: *Das Eigelege.*

1. Aufhängung, Grösse, Zahl und Farbe der Eier 402
2. Eihäute und embryonale Hüllen 404
3. Künstliche Zucht 415

KAPITEL III: *Postembryonale Entwicklung.*

1. Schlüpfen, Dotterrest, Pigmentierung, Verhalten, Grösse . 418
2. Die Fixierung der Larve am Muttertier 426
3. Die erste (postembryonale) Häutung. Beziehungen zwischen Schlüpfen und Häutung 439

Kapitel IV: *Postlarvale Entwicklung.*

1. Die Periode zwischen der ersten und der zweiten postembryonalen Häutung:
   a) Dotterrest 437
   b) Gastrolithen 441
   c) Pigmente und Chromatophoren 444
   d) Grösse 454
   e) Verhalten 456
2. Die zweite Häutung, Gastrolithen, Pigmentierung, Grösse, Verhalten 458

Zusammenfassung der Ergebnisse 463

Verzeichnis der zitierten Literatur 467

EINLEITUNG

Die vorliegende Arbeit soll einige Beiträge liefern zur Kenntnis der Biologie der Jugendphasen des Flusskrebses, *Astacus fluviatilis* (Rond.) L.; insbesondere waren einzelne Phänomene im Ablauf der Metamorphose Gegenstand besonderer Beobachtungen und Versuche.

Ursprünglich befasste ich mich mit Untersuchungen über die Dotterresorption in Flusskrebsembryonen. Dazu brauchte ich Serien von Eiern, Larven und Jungtieren der verschiedenen Entwicklungsstadien, die ich mir nur aus einer selbst angelegten Krebszucht beschaffen konnte. Die mannigfachen Enttäuschungen meiner Zuchtversuche, die mit überraschenden Erfolgen abwechselten, erzeugten ein wachsendes Interesse an den aufgetretenen biologischen Problemen, deren Klärung Ziel meiner Arbeiten wurde.

Das Studium der ersten Stadien der postembryonalen Entwicklung des Flusskrebses, die Bestimmung ihrer zeitlichen Folge, sowie die Lösung biologisch-ökologischer Probleme der Aufzucht der Eier und Larven am Muttertier sicherten erst eine künstliche und frühzeitig vom Muttertier unabhängige Zucht.

Die bisher bekannten biologischen Beobachtungen aus den ersten Lebensperioden der Flusskrebse sind Einzelbeobachtungen, die sich oft stark widersprechen, da die Autoren zu wenig Rücksicht auf das Alter und die Lebensbedingungen der Tiere genommen hatten.

Ich habe mich speziell mit den Bedingungen der künstlichen Aufzucht, dem Mechanismus der Aufhängung der Larven am Muttertier und im Zusammenhang damit mit den Fragen nach der Zahl und der Entstehung der Eihüllen beschäftigt. Ausserdem versuchte ich zeitliche Gesetzmässigkeiten zwischen dem Schlüpfen und den nachfolgenden Häutungen zu finden. In Verbindung mit diesen Untersuchungen

standen Beobachtungen und Versuche über die Bildung und den Abbau der Gastrolithen, über das Auftreten der Pigmente und deren Verschiebung, Arbeiten, die noch weiter fortgesetzt werden.

Die einschlägige Literatur habe ich eingehend studiert, jedoch mit Rücksicht auf den Umfang dieser Mitteilungen Zitate von Textstellen und von Autoren auf das Allernotwendigste beschränkt.

Eine Darstellung des heutigen Standes der Kenntnisse der Flusskrebsbiologie behalte ich mir vor; jedoch möchte ich hier nicht unterlassen, auf die Dissertation von H. Voelkel, 1919 hinzuweisen, die als Manuskript der Universität Marburg zugänglich ist und einen ausgedehnten Literaturnachweis enthält.

KAPITEL I

BIOLOGISCHE NOTIZEN ÜBER ADULTE TIERE.

1. Krebse in Gefangenschaft.

Dohlenkrebse (*Astacus pallipes* Ler.), die ich in der Ergolz bei Liestal gefangen, und Edelkrebse (*Astacus fluviatilis* (Rond.) L.) aus einem Basler Comestiblesgeschäft hatte ich 1931 in die Betontröge im schattigen Hof der Zoologischen Anstalt der Universität Basel (Z.A.B.) eingesetzt.

Die Wasserzufuhr war ungenügend, was im Sommer tägliche starke Temperaturschwankungen zur Folge hatte, und ausserdem mussten die Tröge vom Spätsommer an wegen des fallenden Laubes von in der Nähe stehenden Bäumen gedeckt bleiben. Die Sterblichkeit der eingesetzten Tiere war ausserordentlich hoch, sodass ich den Versuch machte, die Zuchttiere des Jahres 1932 in ein Bassin im Aquarienraum der Z.A.B. umzusetzen. Ein Trog von 205 cm Länge und 70 cm Breite, dessen eine Wand aus Glas bestand, wurde durch eine Eternitplatte halbiert. In die eine Hälfte wurde ein Kammersystem aus Zinkblech eingesetzt, wodurch acht Behälter von durchschnittlich 35 cm Länge und 26 cm Breite entstanden, die mit einer schwachen Kiesschicht beschickt und bei einer ständigen Wasserhöhe von 13 cm gehalten wurden. Eine Leitung spendete aus 15 cm Höhe in kräftigem Strahl, der Luft in die Tiefe mitriss, ständig frisches Wasser.

Die Lebensbedingungen schienen, gemessen an der Lebensdauer der gefangenen Krebse, besser, wenn auch keineswegs ideal. Ich habe diese Behälter auch für spätere Zuchten benützt, weil ihr Wasser nur den täglichen und jahreszeitlichen Schwankungen des Basler Wassernetzes, aber nicht zusätzlichen Erwärmungen unterworfen war und die Zuflussmenge ständig reguliert werden konnte. Ausserdem waren sie bequem erreichbar und gut zu übersehen.

Eine bewegliche elektrische Beleuchtung ermöglichte Beobachtungen im Innern der einzelnen Behälter. An beiden Orten habe ich den Krebsen kleine und mittlere Tontöpfe (Blumenkacheln), grosse Kiesel- und Backsteine in die Behälter gelegt. Kleine Exemplare von Krebsmännchen verkrochen sich mit Vorliebe in die Löcher der Backsteine; sehr gerne wurden Tonkacheln als Behausung angenommen, oft aber genügte der Raum zwischen Steinen und Bassinrand, oder aber die Krebse gruben sich unter einem Stein im Kies eine flache Höhle. Infolge ihres ausgeprägten Thigmotropismus bedürfen die Tiere, wie dies auch Doflein (1910) und Voelkel (1919) festgestellt haben, eine seitliche, wenn möglich auch hintere Begrenzung des Aufenthaltsortes, an die sie sich anpressen können. Eine Ueberdachung des gewählten Schlupfwinkels scheint mit Bezug auf den Thigmotropismus nach meinen Beobachtungen nicht wichtig zu sein.

Musste ich Krebsweibchen auf die erfolgte Kopulation oder Eiablage hin kontrollieren, oder den Zustand des Eigeleges prüfen, dann packte ich sie mit einer Hand zu beiden Seiten des Rückenpanzers, hob sie aus dem Wasser und streckte mit der andern Hand das Abdomen. Durch diese Manipulation wurden die Tiere in ihrem ganzen Verhalten meist stark gestört. Sie fanden längere Zeit, nachdem ich sie ins Wasser zurückgebracht hatte, ihre Ruhe nicht mehr und waren bei den nächsten Kontrollen äusserst schreckhaft. Manchmal überfiel sie in der starken Strecklage bei der Kontrolle auch eine leichte Starre. Im Verlaufe der Jahre bin ich dazu übergegangen, jedem Tier eine Tonschale als Schlupfwinkel zu bieten, mit der ich es bei Kontrollen aus dem Wasser hob, das über den Rand der Schale und durch die Bodenöffnung abfloss. Langsam stellte ich den Topf aufrecht und neigte ihn dann so, dass der Krebs mit dem Rücken gegen die Wand zu liegen kam. Dabei fand eine leichte Streckung des Abdomens statt, soweit das Gefäss sie eben zuliess, die aber zu einer flüchtigen Kontrolle des Geleges oder der angehefteten Spermatophoren immer ausreichte. Dann wurde der Topf langsam gekippt, damit der Krebs auf die Füsse zu stehen kam und wieder ins Wasser zurückgebracht. Nach einigen Tagen der Gewöhnung liessen die Krebse diese Kontrollen ohne wesentliche, oft sogar ohne jede sichtbare Reaktion über sich ergehen. Grundbedingung für den ungestörten Ablauf der Kontrollen schien mir dabei die Lage des

Krebses zu sein, der mit gebeugtem Abdomen am Boden des Blumentopfes anliegen musste.

Pesta (1926) versuchte aus dem Rückwärtsschwimmen der Krebse eine Norm für den Bezug der Schlupfwinkel abzuleiten. Ich habe häufig gesehen, wie die Tiere ihre Schalen kopfvoran betraten und im Innern, auch bei beschränktem Raum, wendeten.

Tagsüber lagen die Tiere meist mit zurückgeschlagenen grossen Antennen und gegen den Kopf eingewinkelten, etwas geöffneten Scheren in ihren Töpfen oder Höhlen, oder aber mit nach vorn gestreckten und dem Körper eng angelegten Gehbeinen und Scheren einer Bassinwand oder einem Backstein angeschmiegt. In den kegelstumpfförmigen Tontöpfen schienen sie eine schiefe, durch seitliches Emporschieben an der Wand erreichte Stellung zu bevorzugen, ja in einem Fall beobachtete ich im Winter 1937 wiederholt, dass ein Weibchen, mit Gehbeinen und Scheren nach unten verstrebt, mit dem Rücken nach unten in der Schale „hing". Mit dem Einbruch der Dunkelheit wurden die Krebse lebhafter, kletterten über Steine und Töpfe, griffen die Mitbewohner an oder versuchten, irgendwie aus dem Bassin herauszukommen. Oft fanden heftige Kämpfe statt, von denen am nächsten Morgen abgeworfene Scheren, herumliegende Antennen oder halbausgefressene Panzer beredtes Zeugnis ablegten. K a n n i b a l i s m u s ist bei Krebsen nicht eine Erscheinung, die nur ausnahmsweise und nur bei hungernden Tieren vorkommen kann (Pesta 1926), sondern eine verbreitete Eigenschaft alter und junger Tiere (Chantran 1871), die vielleicht durch eine ungünstige Auswahl der gereichten Nahrung gefördert werden kann. Fleischfutter habe ich meinen Tieren in genügender Auswahl zur Verfügung gestellt.

Während der ersten Zuchtversuche habe ich die Tiere in regelmässigen Intervallen von vier bis fünf Tagen mit Rinds- oder mit Kalbsleberstückchen gefüttert, die manchmal in ein bis zwei Nächten aufgefressen wurden. Oft wurde aber kein Futter angenommen; einzelne Fleischstückchen blieben, von mir nicht gesehen, liegen, schimmelten und gefährdeten die ganze Zucht. Mit der Zeit ging ich dazu über, den Krebsen die Fleischstückchen (Rindfleisch, Kalbsleber, Blutegel, Regenwürmer und Kaulquappen), mit einer Pinzette vor die kleinen Antennen zu halten und hatte nur dafür zu sorgen, dass beim Angriff auf die Beute, der meist

plötzlich und sehr heftig erfolgte, diese in die Scheren gelangte. War die Nahrung in dieser Weise angenommen, dann wurde sie mit grösster Wahrscheinlichkeit innerhalb der nächsten paar Minuten, oder wenigstens Stunden, verzehrt. Wurde die Nahrung nach einem ersten Ergreifen wieder losgelassen, dann blieb sie liegen und musste weggeräumt werden. Nahm ein Krebs das Futter nach dem ersten oder zweiten Anbieten nicht an, dann liess ich ihn hungern. Gefüttert wurde je nach Nahrungsannahme alle 8—14 Tage oder auch nur alle 4 Wochen.

Krebse, die ich in der beschriebenen Weise hielt, starben alle nach etwa 3—5 Monaten, meist nach dem ersten grössern Temperaturanstieg im Frühling. Ich habe nie einen toten Krebs in seinem Schlupfwinkel gefunden, immer verliess er diesen 1—2 Tage vor seinem Tode, schleppte sich an eine freie Stelle des Bassins und drehte sich dort in der Mehrzahl der Fälle auf den Rücken. Ich habe oft solche Krebse auf die Beine gestellt, manchmal gingen sie noch ein paar Schritte, meist blieben sie dort, wo ich sie hingebracht hatte stehen und drehten sich nach einiger Zeit wieder auf den Rücken. Diese Drehung ist eine aktive Bewegung, die durch das Ueberrollen über die dem Körper angelegten Beine der einen Körperseite zustande kommt. Sie wird nicht durch Wasserströmung verursacht.

Die Eier der im Aquarium verstorbenen Tiere löste ich jeweils ab und brachte sie in Glasschalen unter laufendes Wasser.

2. Kopulation, Eiablage und Befruchtung der Eier.

Die Mehrzahl der Autoren, die Kopulationen von Flusskrebsen beobachtet haben, stimmen in der Darstellung des Vorganges überein (Roesel 1755, Chantran 1870, Schillinger 1893, Ortmann 1901, Dröscher 1906, Voelkel 1919 und Zehnder 1935). Ich habe selbst eine Kopulation von Tieren der Spezies *Ast. pallipes* Ler. beobachtet, die kurz nach dem Fang in einem Fischkessel vor sich ging. Ich hatte die beiden Tiere am 5. November 1931 unter einer Steinplatte im Bachbett der hintern Ergolz oberhalb Liestal in einer Wassertiefe von ca 30 cm gefunden

und in einen kleinen runden Fischkessel gebracht, in welchen schon ein Männchen der gleichen Art eingebracht worden war. Meine Beobachtung durch die kleine Oeffnung des Fischkessels stimmt in den wesentlichen Punkten mit den Darstellungen der zitierten Autoren überein.

Das Anheften der Spermatophoren beschreibt Schillinger (1893) sehr klar.

Die milchige Flüssigkeit, in der die mikroskopisch kleinen, völlig unbeweglichen Spermatozoen liegen, hat Rahmkonsistenz und erhärtet im Wasser schon nach kurzer Zeit. Ich habe selbst an einem, am 26. Sept. 1937 sezierten Flusskrebsmännchen festgestellt, dass die Vasa deferentia von einer weissen, zähen und gummiartigen Masse vollständig erfüllt, die Gonaden aber klein an Gestalt und etwas dunkler gefärbt waren. Das Auftreten von Samenpaketen auf der Dorsalseite des Schwanzfächers darf als Ausnahme bezeichnet werden, es handelt sich dabei um Fehlablagen, jedoch sind die Spermatophoren auf der Ventralseite der Uropoden häufig zu finden. Dass es sich dabei um eine direkte Ablage an dieser Stelle handelt (Chantran 1870), scheint mir unrichtig zu sein. Schillinger (1893) nahm eine Uebertragung beim Einschlagen des Abdomens während des Rückstosschwimmens an, blieb aber eine Erklärung schuldig, warum nur auf den Uropoden, jedoch nie auf der Telsonunterseite Samenpakete gefunden werden. Ich habe nun festgestellt, dass das Krebsweibchen beim Schwimmen den Schlag, der mit gespreizten Uropoden ausgeführt wird, wegen des zu grossen Wasserwiderstandes nicht bis zur Berührung der angehefteten Spermatophoren führen kann. Hingegen wird beim langsamen Beugen des Abdomens, wie es beispielsweise beim Niederlegen im Schlupfwinkel ausgeführt wird, der mehr oder weniger geschlossene Schwanzfächer an die Basen der Gehbeinpaare angepresst. Je nach dem Mass der Einklappung der Uropoden bleiben noch nicht erhärtete Spermatophoren an den äussern oder innern Uropoden, oder zur grossen Seltenheit an der Telsonunterseite kleben.

Es ist sehr schwer, das Alter festzustellen, in welchem die Krebse geschlechtsreif werden. Sachs a Lewenheimb (1665), Roesel (1755), Chantran (1870 und 1871), Schiemenz (1892) und Dröscher (1906) nehmen an, dass die Geschlechtsreife beim Männchen im dritten, beim Weibchen aber im vierten Jahr eintritt.

Die Befunde von Andrews (1907) für *Cambarus affinis* weichen von den obigen Daten vollständig ab. Er konnte ein Männchen von 55 mm Länge beobachten, das mit einem Weibchen des gleichen Geleges von 62 mm kopulieren wollte; dabei waren die Tiere 4 Monate und 11 Tage alt und hatten etwa 7 Häutungen vollzogen. Von 19 Weibchen im Alter von 4—5 Monaten trugen 5 Tiere Spermatophoren von Männchen des gleichen Alters. Diese isoliert gehaltenen Tiere kamen alle zur Ablage; die Eier entwickelten sich normal, und die ausgeschlüpften Jungen waren nach 4 Monaten wieder geschlechtsreif. Daneben besass Andrews in seiner Zucht auch Tiere, die erst nach zwei Jahren zur Eiablage kamen. Er lässt die Frage offen, ob besonders gute Bedingungen seiner künstlichen Zuchten zu einer Frühreife geführt hätten.

Die Frage, ob ein Krebsmännchen mehrere Weibchen begattet, wurde von Carbonnier (1869) und Dröscher (1906) dahin beantwortet, dass zwei aufeinanderfolgende Kopulationen wohl möglich seien. Schillinger zeigte auf Grund der Auszählungen eines gross angelegten Versuches im Winter 1892/93, dass 102 Männchen 269 Weibchen begattet hatten. Drouin de Bouville (1905) und Voelkel (1919) konnten durch genaue Kontrollen nachweisen, dass ein und dasselbe Krebsmännchen innerhalb derselben Geschlechtsperiode mehrere Weibchen begatten kann. Ich schliesse der Tabelle über die Beobachtungen dieser Autoren eine eigene Beobachtung an (Tab. 1).

Nach den Angaben von Drouin de Bouville (1905) sollen während der Begattung zwischen Männchen und Weibchen gleicher Grösse erbitterte Kämpfe stattfinden. Interessant sind die Beobachtungen von Voelkel (1919), dass einzeln in Aquarien gehaltene Männchen immer wieder versuchten, durch die Glaswände hindurch zu den in benachbarten Behältern gehaltenen Weibchen zu gelangen.

Ich habe während der Paarungszeit im Spätherbst des Jahres 1937 die nächtlichen Wanderungen der Krebse beiderlei Geschlechtes von einem Bassin ins andere registriert, jedoch keinerlei Gesetzmässigkeit festgestellt, die auf ein Aufsuchen des anderen Geschlechtstieres hätte schliessen lassen.

Für den Zeitpunkt der Eiablage spielen sowohl die geographische Lage, als auch Standortsbedingungen wie Witterung und Nahrungsauswahl eine grosse Rolle. Ich wundere mich deshalb nicht, dass die übermittelten Angaben über eine Breite von drei Monaten von

Tabelle 1.

Autor	Beobachtungsjahr	Nr. des ♂	Daten der Begattung				
Drouin . .	1902	1	25.X	26.X	27.X	1.XI	
		2	26.X	3.XI			
		3	2.XI	3.XI	24.I		
Drouin . .	1903	1	22.XI				
		2	5.XI 19.XI	8.XI 25.XI	10.XI 29.XI	11.XI	18.XI
		3	14.XI	24.XI	25.XI	28.XI	2.XII
Voelkel . .	1918	1	13.XI	16.XI	17.XI	20.XI	24.XI
Bieber . . .	1937	1	12.XII	14.XII	20.XII	24.XII	

Ende Oktober bis Mitte Januar zerstreut liegen. Ich habe in meinen Bassins Ablagen von Weibchen der Art *Astacus fluviatilis* zwischen Anfang Dezember und Mitte Januar registriert. Die Weibchen der Arten *Astacus pallipes* und *torrentium* legen bereits im Oktober ab (Lereboullet, Huxley, Zehnder, Bieber).

Als Zeitdauer, die zwischen Kopulation und Eiablage verstreicht, hat die Angabe von Chantran (1870) mit 2—45 Tagen in der Literatur überall Eingang gefunden. Gelegentliche Beobachtungen der Autoren lagen innerhalb dieser Grenzen. Einzig Voelkel (1919) übermittelt in seiner Dissertation eine Uebersicht eigener Beobachtungen und solcher von Drouin de Bouville (1905 *b*). Tabelle 2 (nach Voelkel).

Ich habe selbst nur vereinzelte Ablagen beobachten können, für die mir das Intervall Kopulation—Eiablage bekannt war. Diese hielten sich innerhalb der von Chantran angegebenen Grenzen.

Der Verlauf der Eiablage in den von Sekret erfüllten Brutraum ist von Chantran (1872) und einigen andern Autoren übereinstimmend beschrieben worden.

Der Ursprung des den Brutraum erfüllenden Sekretes ist jedoch nicht sicher bekannt; es stehen sich zwei Ansichten gegenüber, von denen später (S. 410) noch die Rede ist.

Tabelle 2.

Anzahl der Tage nach der Kopulation	Anzahl der ablegenden Weibchen				
	1902	1903	1913	1918	Total
1— 5 Tage	3	2	1	2	8
6—10 ,, ...	3	3	2	2	10
11—15 ,, ...	1	–	5	–	6
16—20 ,, ...	–	2	3	–	5
21—25 ,, ...	–	1	2	–	3
26—30 ,, ...	-	1	5	–	6
31—35 ,, ...	1	1	0	0	2
36—40 ,, ...	–	–	–	–	–
41—45 ,, ...	-	-	2	1	3
46—50 ,, ...	-	1	1	–	2
Total der Ablagen .	8	11	21	5	45

Unter normalen Bedingungen kommen die Krebsweibchen nach der Geschlechtsreife wohl jedes Jahr zur Ablage. Steffenberg (1872) teilt jedoch mit, dass infolge der ungenügenden Futterbedingungen geschlechtsreife Krebsweibchen in schwedischen Gewässern nur jedes zweite Jahr zur Ablage kommen. Diese Mitteilung steht in Uebereinstimmung mit den Untersuchungsresultaten von Schiemenz (1892), wonach in Seen mit guten Futter- und Lebensbedingungen die Zahl der eiertragenden Weibchen meist erheblich über 50%, in Seen mit schlechteren Verhältnissen dagegen unter 50% aller geschlechtsreifen Weibchen beträgt.

Ich habe selbst ein Weibchen von *Astacus torrentium* gehalten, das nach der im Winter 1936/37 erfolgten Eiablage, im September 1937, kurze Zeit nach der Häutung, seziert wurde und dabei ein Ovarium in einem Entwicklungszustand aufwies, der eine Eiablage im Winter 1937/38 zum vorneherein ausschloss. Dass aus dem Auftreten der milchigen Flecken am Abdomen und in den Pleopoden, welche nach Braun (1875) die durchscheinenden Abdominaldrüsen sein sollen, auf reifende Eier in den Ovarien der Krebsweibchen geschlossen werden kann, ist schon Lereboullet (1852, 1853, 1860, 1862) bekannt gewesen.

Einzelne Autoren nahmen eine Befruchtung im Ovidukt an, sei es als Folge einer innern Kopulation (Lampert ? 1910, Schikora 1916) oder infolge der frühzeitig im Ovidukt vor sich gehenden

Bildung einer derben Eihülle (Huxley 1881, Schikora 1916); die Mehrzahl der Beobachter glaubt jedoch, dass sie im Brutraum unter dem Abdomen stattfinde, nachdem die Spermatophoren durch den sezernierten „Laichschleim" aufgelöst und die Spermatozoen freigeworden sind (Chantran 1872, Dröscher 1906, Pesta 1926, Zehnder 1935). Das Eindringen des Samens soll nach einer Explosion der Schwanzkapsel der Spermatozoe zustande kommen, die durch Aenderung des osmotischen Druckes ausgelöst wird (Fasten 1917). Nach Koltzoff (1906) wird dabei der Kopf des Spermiums samt dem Kern durch Rückstoss ins Ei getrieben, was zur Voraussetzung hat, dass das Spermium durch die starren Fortsätze so auf dem Ei gehalten wird, dass der Kopf nach innen, die Schwanzkapsel aber nach aussen orientiert sind.

KAPITEL II

DAS EIGELEGE.

1. Aufhängung, Grösse, Zahl und Farbe der Eier.

a) *Eiaufhängung.*

Der Mechanismus der Eiaufhängung unter dem Abdomen des Krebsweibchens ist von Latreille (Buffon, an XI), Leach 1823, Audouin 1824 angedeutet und seit Rathke (1829) mit einer einzigen Ausnahme übereinstimmend beschrieben worden:

Im Sekret des Brutraumes bildet sich um das mit einer feinen Haut umgebene Ei eine gallertige Hülle, die nach und nach erhärtet und an den Haaren der abdominalen Sternite und der Pleopoden angeklebt wird, wobei sie sich infolge der Schwere der Eier zu einem Bändchen auszieht.

Ich habe selbst Eier kurz nach der Ablage beobachtet, die beim Herausholen aus dem Sekret der Brutkammer linsenförmige Gestalt annahmen und von einer dünnen Membran umschlossen waren. Ich habe Eier untersucht, die vermutlich mehrere Stunden im Sekret gelegen hatten und an ihrer Hülle gallertartige Anlagerungen festgestellt, und ich habe später, wie Zehnder (Taf. IX, Fig. 20), welche gesehen, die in einer losen Hülle drin lagen.

Nun behauptet aber Schikora (1916), der die Abdominaldrüsen nicht gefunden hat, eine schleimartige Substanz, die aus den Oviduk ten austrete, spanne über den Brutraum zwei Häute, die ihn nach aussen abschliessen. Die Eier würden bereits beim Durchgang durch die Ovidukte von einer schlauchartigen Hülle umgeben, deren Ende sofort nach dem Austritt des Eies aus der Eileitermündung kollabiere und an den Haaren des Abdomens kleben bleibe. Als Beweis dafür, dass die Schleimdrüsen, die den Eischlauch sezernieren unter der Sternaldecke liegen, führt er die Beobachtung an, dass Krebse, die in jener Körpergegend vom

Pestpilz *Aphanomyces magnusi* durchwuchert sind, den Laichschleim vor der Laichzeit in Mengen aus den Genitalporen austreten liessen.

Schikora schliesst im Uebrigen aus der Unmöglichkeit, dass ein Spermatozoon die im Eileiter erworbene Hülle durchbohren könne, auf innere Kopulation. Wenn diese Behauptung in der Reihe der Mitteilungen der Autoren auch isoliert steht, so verdient sie doch unsere Aufmerksamkeit wegen der Beobachtung einer Sekretion von Laichschleim in den Ovidukten, auf deren Bedeutung ich im nächsten grössern Abschnitt dieses Kapitels zurückkommen werde (S. 410).

b) *Grösse.*

Ich habe zahlreiche Eier von *Astacus fluviatilis* kurz nach der Ablage gemessen und incl. Hüllen einen durchschnittlichen Durchmesser von 2,5—2,8 mm gefunden. Im Verlaufe der Entwicklung nehmen die Eier an Grösse zu bis zu einem Durchmesser von maximal 3,4 mm unmittelbar vor dem Schlüpfen. Der Durchmesser der Eier von *Astacus pallipes* vergrössert sich von einer untern Grenze von 2,3 mm zu Beginn der Embryonalentwicklung bis zu etwa 2,8 mm in der Hälfte der Entwicklungszeit.

Zehnder übermittelt Anfangswerte für *Ast. fluviatilis* von 2,7—2,9 mm und für *Ast. torrentium* von 2,2—2,5 mm. Er glaubt, dass die individuellen Grössenunterschiede auf Differenzen in der Länge und im Alter der Muttertiere zurückzuführen seien.

Ich hatte jedoch in einer Zucht des Jahres 1937 Eier von zwei genau gleich grossen Krebsweibchen gemessen, die einen mit 2,6 mm und die andern mit 2,9 mm Durchmesser (1. Juli 1937, bei gleicher Entwicklung). Diese Grössendifferenz, die von blossem Auge sicher erkennbar war, hielt während der ganzen zweiten Hälfte der Embryonalentwicklung an.

Wie aus meinen zuerst angegebenen Zahlen abgelesen werden kann, nimmt das Eivolumen im Verlaufe der Entwicklung zu. Eine beträchtliche Vergrösserung fällt in die postnaupliale Entwicklungsphase (Rathke 1829, Zehnder 1935).

c) *Zahl.*

Die Angaben über die Anzahl der abgelegten Eier unterliegen beträchtlichen Schwankungen, die nicht allein durch die Unter-

schiede im Alter und in der Grösse der Krebsweibchen bedingt, sondern dadurch wesentlich gesteigert sind, dass sie wohl in den wenigsten Fällen frische Gelege betreffen. Ausserdem ist aber die Eianzahl eine Funktion der äussern Lebensbedingungen; denn es kann, wie bereits erwähnt, die Ablage unter ungünstigen äussern Bedingungen ganz unterbleiben.

Die aus der Literatur zu entnehmenden Werte über die Eianzahl einer Ablage schwanken zwischen einigen wenigen bis zu 340 Stück, bei einem wahrscheinlichen Durchschnitt von etwa 120 Stück. Im Uebrigen verweise ich auf das Zahlenmaterial, das Dröscher (1906) zusammengetragen hat.

d) *Farbe.*

Die Farbe der Eier unterliegt ebenso, wie die Anzahl den verschiedensten Einflüssen. Reichenbach (1886) und Zehnder (1935) nehmen dabei eine Abhängigkeit von den Farbstoffen der Muttertiere an. Auffällig ist jedenfalls die starke Farbänderung in den ersten Tagen nach der Ablage, die, wie ich aus direkten Beobachtungen am lebenden Ei und an mikroskopischen Schnitten sehen konnte, auf eine Umlagerung des Ooplasmas und auf eine Differenzierung des Deutoplasmas zurückzuführen sind, wie dies übereinstimmend auch von Zehnder festgestellt worden ist.

2. Eihäute und embryonale Hüllen.

Zehnder (1935) befasste sich eingehend mit den Fragen nach der Zahl, der Bildung und dem Schiksal der Eihüllen und stellte fest, dass eine Sichtung der von frühern Autoren gemachten Angaben auf Schwierigkeiten stösst, weil die Nomenklatur nicht einheitlich war. Er unternahm einen Ordnungsversuch auf Grund der Definitionen, die Korschelt und Heider (1902) über die Eihüllen gaben, wurde aber durch seine eigene, nicht vollständig richtige Auffassung zu falschen Zuordnungen verleitet.

Es ist aussichtslos, einen Ueberblick über die bisherigen Beobachtungen und Befunde gewinnen zu wollen, wenn für die Klassierung Namen gewählt werden, die wie im Falle der Eihüllen schon für genetisch verschiedene Häute gebraucht wurden.

Ich benütze deshalb als Grundlagen meiner Uebersicht die von mir erweiterten Definitionen von Korschelt und Heider (1936) und nenne:

Primäre Eihüllen solche Hüllen, die von der Eizelle selbst gebildet werden.

Sekundäre Eihüllen solche, die im Ovarium von den Follikelzellen ausgeschieden worden sind. Sie besitzen oft eine *Mikropyle*, durch die das befruchtende Spermatozoon ins Innere gelangen kann.

Tertiäre Eihüllen, Bildungen des Oviduktes oder in diesen einmündender Drüsen.

Quartäre Eihüllen solche Hüllen, die von keinem der genannten Organe, sondern z.B. von Drüsen gebildet werden, die nicht mehr zum Geschlechtsapparat gehören (Abdominaldrüsen).

Ich verzichte darauf, meine Bearbeitung der Literatur ausführlich wiederzugeben; ihre Ergebnisse sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Wo sich die Beobachtungen nicht auf *Astacus fluviatilis* (Rond.) L. beziehen, ist dies mit Angabe des untersuchten Objektes besonders erwähnt.

Ich habe die verschiedenen Hüllen nicht nach ihrer Nummer, sondern nach ihrer zeitlichen Entstehung angeordnet und ausserdem in einer weitern Kolonne die Blastodermhaut eingeführt, von der später (S. 415) noch die Rede sein wird.

Eine Klarstellung der Fragen nach der Anzahl der Eihüllen wurde mir vor allem deshalb möglich, weil ich nach anfänglichen Studien einzelner Abschnitte der Hüllenbildung, die mir in ihrem beschränkten Entwicklungsverlauf ebenso wenig Einsicht brachten, wie meinen Vorgängern, ausgerüstet mit zahlreichen Einzelbeobachtungen, Präparaten und Schnitten an das Problem als Ganzes herantreten konnte.

Am 16. Januar 1936 hatte ich beobachtet, dass Eier, die aus der Gallerte des „Brutraumes" entnommen und daher erst vor kurzem abgelegt worden waren, eine zarte Hülle aufwiesen, die sich beim Anfassen des Eies mit der Pinzette leicht in feine Falten legte und dem Ei wohl ohne Zwischenraum, aber lose anlag. An dieser Hülle hatten sich bereits da und dort Schollen von Gallerte

Tabelle 3.

Autoren	Publikations-Jahr	Objekte	Sekundäre Eihüllen	Tertiäre Eihüllen	Primäre Eihüllen	Quartäre Eihüllen	Blastodermhaut
Rathke	1829		Dotterhaut 1	Lederhaut		äussere Eihaut	Dotterhaut 2
Erdl	1843	*Maja*	1. Eimembran ? 2. Eimembran	Membrane extérieure			
		Eupagurus				Hülle aus abdominalen Kittdrüsen	
Lereboullet	1862		(irrtümlich) Membrane vitelline = coque = chorion		(irrtümlich) Pellicule homogène	Pellicule	Membrane vitelline de seconde formation
van Beneden	1870		vrai chorion				
Beneden/ Bessels	1870	Amphipodes Lernéens Copépodes					1. Larvenhaut
P. Mayer	1877	*Eupagurus*	Chorion ?		Dotterhaut ?	Anheftmembran	Blastodermhaut
Huxley	1881		Dotterhaut	klebrige Masse = Kapsel			
Reichenbach	1886		Chorion			Anheftmembran	Blastodermhaut
Schillinger	1893					derbe Hülle	
Herrick	1911	*Homarus americanus*	Chorion		Rathkesche Dottermembran	Zementmembran	
Schikora	1916			Eischlauch			
Sollaud	1923	*Palaemon* *Leander*		Membrane cémentaire	Membrane vitelline		
Manton	1928	*Hemimysis lamornae*	Chorion fehlt !		Dotterhaut		
Terao	1929	*Panulirus*		Chorion		Egg cement	embryonic exuvia
Krainska	1934	*Eupagurus prid.*		Membrane transparente			
Zehnder	1935				(irrtümlich) Dottermembran	Exochorion I	Blastodermhaut
Korschelt/ Heider	1936		Chorion	Anheftmembran			
Bieber	1940		Chorion	Aufhängemembran	Befruchtungsmembran	Aufhängemembran	Naupliuscuticula

angelagert, die sich im Verlauf der nächsten Stunden zu einer Hülle ergänzten.

Am gleichen Tage konnte ich am Ei eines andern Geleges, das bereits am Abdomen des Mutterkrebses angeheftet war, im durchfallenden Lichte zwei Eihüllen beobachten, eine äussere, die in einen Stiel ausgezogen war und unter der Ansatzstelle dieses Stieles eine zweite, dem Ei dicht anliegende, aber an dieser Stelle eine Spur abgehobene Hülle.

Endlich kam kurz vor Weihnachten 1936 das schleimige Sekret des Brutraumes eines der Krebsweibchen nicht zur Erhärtung; die Eier, die durch nichts auf eine anormale Bildung oder Entwicklung schliessen liessen, blieben ohne äussere Hülle und ohne Stiel und wurden nicht an den Haaren der Pleopoden und der abdominalen Sternite angeheftet. Sie gingen in der Folge zu Grunde.

Mit diesen Beobachtungen schien mir der Nachweis erbracht, dass die Aufhängemembran eine tertiäre oder quartäre Bildung ist, jedenfalls aber erst nach der Eiablage im Sekret des Brutraumes angelegt wird. Ich hatte auch sicher festgestellt, dass das Ei, das den Ovidukt verlässt von einer Hülle umgeben ist, deren Herkunft ich weder nach Zeit noch nach Ort der Entstehung kannte.

Nun gelang es mir am 26. September, 13. Oktober, 30. Oktober 1937 und auch noch später, einzelne der heranreifenden Eier zu befreien. Es wurde die Ovarialwand sorgfältig abgetragen, dann die trichterförmigen, mehrkantig gepressten Follikel abgedeckelt und das Ei sorgfältig herausgeholt. An diesen Eiern war unter dem Binokular eine Hülle zu sehen, die mit der Pinzette gefasst und etwas abgehoben, in einigen wenigen Fällen sogar ohne Verletzung des Eies vollständig abgeschält werden konnte. Diese Hülle musste, da sie innerhalb des Follikels lag, entweder von diesem gebildet, oder aber vom Ei selbst abgeschieden worden sein. Die Beobachtungen zahlreicher Autoren berechtigen uns zur Annahme, dass nur die Befruchtungsmembranen primäre Hüllen sind und das Ei innerhalb des Follikels keine eigene Hülle bildet. Dabei dürfen wir in diesem Zusammenhang die in Bezug auf ihre genetische Herleitung unsichern Zwischenformen unberücksichtigt lassen.

Da nun das Krebsei sicher nicht vor dem Follikelsprung im Ovarium, sondern frühestens im Ovidukt, wahrscheinlich aber erst in

der abdominalen „Brutkammer“ befruchtet wird (Chantran 1872, Dröscher 1906, Pesta 1926, Krumbach-Kükenthal 1926/27, Zehnder 1935) muss die Bildung der Befruchtungsmembran (Binford 1913, Untersuchungen an *Menippe*) zeitlich nach der Entstehung einer ovarialen Hülle erfolgen. Da wir ausserdem eine doppelte Hüllenbildung durch ein und dasselbe Organ ausschliessen dürfen, muss die im Follikel gebildete Hülle sekundärer

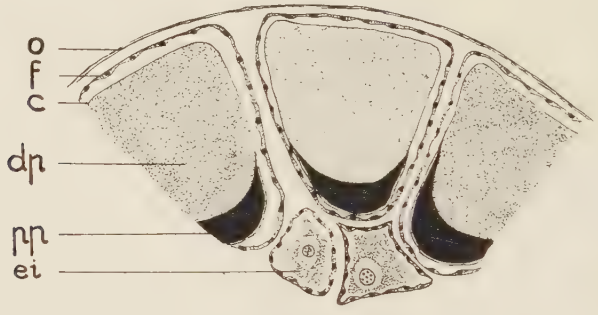


Fig. 1.

Schnitt durch ein Ovarium, ungefähr 20 Tage nach der Eiablage. *o* = Wand des Ovariums, *f* = Follikel, *c* = Chorion, *dp* = Deutoplasma, *pp* = Protoplasma, *ei* = Anlagen des nächstjährigen Geleges. Auf die Kernverhältnisse der grossen Eizellen wurde keine Rücksicht genommen.

Natur sein. Sie ist „un vrai chorion“ (v. Beneden 1870). Fig. 1.

Diese Hülle muss eine Mikropyle besitzen, die auch Zehnder (1935, S. 293) gesehen und beschrieben hat. Umso eigentümlicher mutet mich seine Wahl für den Namen dieser Hülle an (Dottermembran), der gar nicht in das von ihm aufgestellte Schema passt.

Im Gegensatz zu den Beobachtungen am frischen Material fand ich auf mikroskopischen Schnitten durch Eier früher Entwicklungsstadien bereits drei einander dicht anliegende Hüllen. Die äusserste war als Aufhängemembran leicht zu deuten, die nächst-innere musste das Chorion und die innerste konnte nur eine Befruchtungsmembran sein, wie sie auch von Binford an *Menippe* gefunden worden war (Fig. 2 u. 4).

Fig. 2 B ist ein Detailbild des in Fig. 2A wiedergegebenen Stadiums. In diesen frühen Stadien, in denen die Eihüllen vom furchen-

den Ei prall erfüllt sind, ist die Befruchtungsmembran nicht vom Chorion zu unterscheiden. Erst nachdem die Furchungskerne die Eioberfläche erreicht und sich dort geteilt haben, heben sich die drei dicht aneinanderliegenden Hüllen vom Blastoderm des ge-

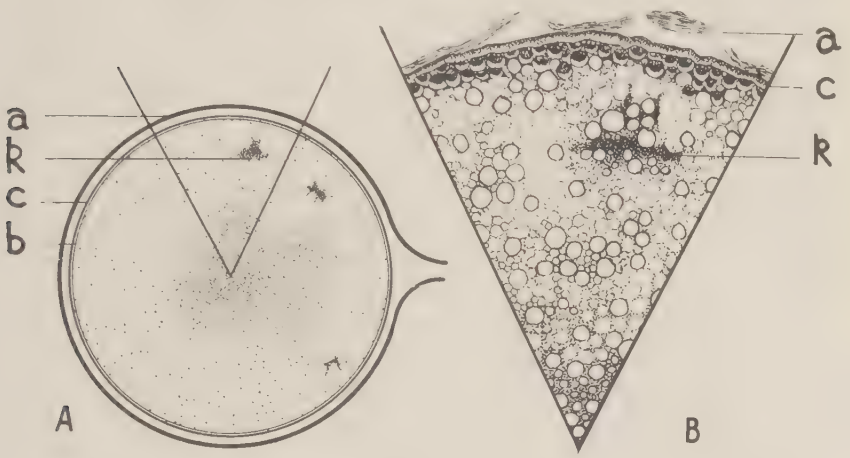


Fig. 2 A.

Querschnitt durch ein Ei in Furchung. Ca. 32-Kernstadium. Schema. Die Punktierung gibt die Verteilung des Protoplasmas wieder. Drei Eihüllen: *a* = Aufhängemembran, *c* = Chorion, *b* = Befruchtungsmembran. *k* = Furchungskern. Das V-förmig ausgeschnittene Gebiet ist in Fig. 2 B vergrössert wiedergegeben.

Fig. 2 B.

Detail aus Fig. 2 A. Die Befruchtungsmembran liegt dem Dotter eng an, sie ist nicht zu erkennen. In den Randpartien hat der Dotterumbau begonnen. Die halbmondförmigen Restkörper sind mit der konvexen Seite gegen den Eimittelpunkt orientiert. (Gegensatz zur Darstellung Zehnders.)

furchten Eies, das eine starke Volumenverminderung vollzieht, ab. Fig. 4 B gibt ein Detailbild aus einem Querschnitt durch ein Ei in vorgerücktem Entwicklungsstadium. Neben weitern, sind die drei äussersten, eng aneinander gelegten Hüllen sowohl als scheinbare Einheit, wie auch an der Risstelle einzeln erkennbar.

Somit ist das Ei von *Astacus fluviatilis* (Rond.) L. nach der Befestigung am Muttertier, im Gegensatz zu Zehnders Behauptung (1935, S. 298) immer von drei Hüllen umgeben. Es sind dies von innen nach aussen: die *primäre Befruchtungsmembran*, das *se-*

kundäre Chorion und die *tertiäre oder quartäre Aufhängemembran*.

Diese Hüllenzahl fand ich auch bei gelegentlichen Beobachtungen an lebenden Eiern und Betrachtungen von Schnittpräparaten von *Astacus torrentium* Schrank und *Astacus pallipes* Ler.

Vergleichen wir diesen Befund mit der Tabelle 3, die uns Literaturzitate übersichtlich und nach einheitlichen Gesichtspunkten geordnet geben soll, dann müssen wir feststellen, dass die Beobachtungen der Autoren gut in mein Schema eingeordnet werden können.

Was die Deutung der frühern Befunde verunmöglichte, war die mangelnde Erkenntnis, dass die äusserste Hülle des Eies aus drei getrennten Häuten besteht, sodass Befunde, die zu verschiedenen Zeiten der Embryonalentwicklung, vor allem in deren ersten Phasen möglich gewesen, scheinbar widersprechend waren.

Während die Genese der beiden innersten Hüllen als primärer bezw. sekundärer Herkunft klargestellt ist, vermag ich die Aufhängemembran mit Bezug auf den Ort ihrer Entstehung nicht mit Sicherheit einzuordnen. Der geteilten Meinung der Autoren entsprechend habe ich sie in zwei Kolonnen meiner Tabelle 3 eingeordnet; dabei geht die Diskussion um die Lage der den Schleim des „Brutraumes" sezernierenden Drüsen weiter. Die einen glauben an Ausscheidungen der Oviduktwandungen oder an Sekrete von Drüsen, die in den Ovidukt münden (Schikora 1916, Terao 1929, Sollaud 1923 und Krainska 1934, was die Sekretion an sich anbetrifft auch Rathke 1829 und Huxley 1881), die andern an die Existenz von abdominalen Kitt- oder Schleimdrüsen (Erdl 1843, Lereboullet 1860, Chantran 1872, Braun 1877, P. Mayer 1877, Schillinger 1893, Herrick 1911 und Zehnder 1935).

Die ausführlichen Studien Brauns geben den in der zweiten Gruppe repräsentierten Meinungen ein Uebergewicht.

Die Krebsweibchen, die ich mir vom Herbst 1937 an zum Studium dieser Probleme hielt, kamen nicht zur Eiablage, obwohl die Ovarien mit reifen Eiern prall gefüllt, Spermatophoren an den Basen der drei letzten Pereiopodenpaare angeheftet und die Abdominaldrüsen voll entwickelt waren.

Am 14. Januar 1938 konnte ich in einer der Kammern des Bassins in der Z.A.B. ein Krebsweibchen bei der Eiablage beobachten. Es hatte seit seiner Fütterung mit Fischfiletstückchen

vor drei Tagen, bei meinen Kontrollen immer in einem umgelegten Blumentopf gelegen, den Kopf und die eingewinkelten Scheren am Rand der Tonkachel. Nun lag es auf dem Rücken, den Kopf im Topf versteckt, hatte das Abdomen eingeschlagen und legte Eier ab. An den Rändern des „Brutraumes" hingen weissliche, fetzenartige Segel von halb gallertiger, halb fester Konsistenz. Der Brutraum selbst war erfüllt von einer klaren und dünnflüssigen Masse und die 30–40 abgelegten Eier waren bereits an den Pleopoden befestigt. Eine Kontrolle nach 5 4 Stunden zeigte die gleiche Situation. Als der Krebs aber zu lange mit einem starken Licht beleuchtet wurde, drehte er sich langsam auf die Beine; stellte ich aber das Licht weg, dann drehte er sich wieder auf den Rücken. In dieser Lage bewegte er schwach die Pereiopoden und führte mit den Pleopoden vereinzelte und langsame Pendelbewegungen aus. Meine nächsten Beobachtungen waren erst wieder nach 24 Stunden möglich. Das Tier lag in gewohnter Stellung in der Tonschale, sein Brutraum wies aber mehr Sekret und seine Pleopoden mehr Eier auf, als bei der ersten Beobachtung. Das Weibchen schien demnach durch meine Kontrollen nicht wesentlich gestört worden zu sein. Nach diesen vereinzelten Beobachtungen kann immerhin die Vermutung geäussert werden, dass noch w ä h r e n d d e r E i a b l a g e S e k r e t a b g e s c h i e d e n w i r d und vielleicht am ganzen Vorgang zwei verschiedene Sekrete beteiligt sein könnten.

Am 29. Januar 1938 fand ich eines der Krebsweibchen, die ihre Eier immer noch nicht abgelegt hatten in der Mitte seines Bassins auf dem Rücken liegend und nur schwach zappelnd. Nach einer längern Chloroformnarkose wurde es seziert. Sein Herz schlug kräftig und regelmässig und das Ovarium schien sich in ausgezeichnetem Zustand zu befinden. Es war mit dunkelbraunen Eiern prall gefüllt, auf denen aber der weissliche Fleck, den ich bei frühern Sektionen auf Ovarialeiern immer fand, nicht mehr zu sehen war. Nach der Freilegung der Follikel in situ fand ich im einen Vorder- und im Hinterlappen je zwei einzelne Eier, deren Inneres hellbraun verfärbt, grösser als die umliegenden Eier und mit einem hellen Flüssigkeitshof umgeben waren. Das Ovarium reichte mit seinem hintern Lappen bis ins erste Abdominalsegment und enthielt zahlreiche gelbe Körper und weisse Zellen, die vor allem in den Lappenenden gehäuft zwischen den Eiern lagen.

Beim Herauspräparieren des Ovars fand ich im einen Ovidukt zwei Eier, die während der Präparation dorthin gelangt sein konnten, vielleicht aber schon vorher in den Eileiter eingetreten waren. Hatte sich das Weibchen, als es sich auf den Rücken legte, gar nicht zum Sterben, sondern zur Eiablage bereitgemacht ?

Diese Vermutung wurde verstärkt, als ich im Gebiet der Abdominaldrüsen kleine Mengen von Schleim fand. Alle Anhänge der Abdominalsegmente glitzerten schleimig, und in der Kante von Abdomen und Thorax war eine kleine Schleimanhäufung mit den Spermatophoren in Berührung gekommen und hatte diese aufgeweicht. Als ich mit einer Nadel die Hautfalte, die die Mündung des Oviduktes verschliesst, beiseite schob, schien mir die terminale Wandung des Eileiters schleimüberzogen, ohne dass ich aber eine eigentliche Sekretion hätte wahrnehmen können.

Es drängt sich mir die Frage auf, ob am Ende doch im Eileiter eine Sekretion stattfindet, die den Autoren, welche die Aufhängemembran zu den tertiären Hüllen einreihten, bekannt war. Meine Beobachtung würde die Vermutungen von Gravier (1931) stützen. Zweifellos bestehen zwischen dem Heranreifen des Ovars und der Entwicklung der Abdominaldrüsen zur Sekretionsfähigkeit Beziehungen, wie dies auch Zehnder vermutete; jedoch möchte ich seine Beobachtung, dass das unreife Weibchen nicht begattet wurde (S. 285) mit Vorsicht aufnehmen, weil auch Beobachtungen gemacht worden sind, dass Decapodenmännchen während der Geschlechtsperiode reife Männchen und Weibchen ihrer eigenen Spezies nicht unterscheiden konnten (Chidester 1908 an *Camb. bartonius bartoni*).

Wenn die Frage nach der Genese der Aufhängemembran auch noch offen bleiben muss und ich diese Hülle in meiner Tabelle 3, um das Ausstehen eines Entscheiden anzudeuten, sowohl in der Kolonne der tertiären, als auch in der der quartären Hüllen eintrage, ändert sich dadurch die Anzahl der Ei- und Embryonalhüllen und die Reihenfolge ihrer Entstehung nicht.

Ich habe schon wiederholt von den drei Hüllen des Krebseies gesprochen und muss nun diese Aussage, die lediglich einen auffälligen Eindruck wiedergibt, den ich bei der Durchmusterung von Schnittpräparaten stets erhalten habe, dahin präzisieren, dass es im Verlaufe der weitern Entwicklung des Krebseies noch zur Bildung von zwei weitern Hüllen kommt. Die

drei ersten Hüllen dürfen nicht nur deswegen zusammengefasst werden, weil sie zuerst und beinahe unmittelbar nach der Eiablage vorhanden sind, sondern auch, weil sie sich sehr frühzeitig im Ablauf der extraovarialen Eientwicklung dicht aneinanderlegen und den Eindruck einer festen Einheit machen (Fig. 4 B). Diesem suggestiven Eindruck sind primär zahlreiche Autoren erlegen, wenn sie auch sekundär mit Rücksicht auf die Ausbildung eines Stieles, an welchem die Eier am Muttertier befestigt werden, eine Aufhängemembran einführen mussten.

Haben sich die an der Eioberfläche auftauchenden Furchungskerne zum Blastoderm differenziert, dann scheiden sie eine feine Schicht ab, die Blastodermhaut (v. Beneden und Bessels 1870, P. Mayer 1877, Reichenbach 1886, Zehnder 1935, wahrscheinlich auch Rathke 1829 und Lereboullet 1862).

Diese Blastodermhaut müsste in Schnitten von dem Augenblick an festzustellen sein, wo die Abplattung des Eies beginnt und sich die Blastosphaere (Reichenbach 1886, S. 5) von den drei Eihüllen zurückzieht. Ich habe sie mit Sicherheit auf Schnitten durch ein Ei im Stadium 6-7 (Stadieneinteilung nach Zehnder, 1935, S. 349/50) feststellen können. Dass sie nicht verschwindet, beweisen mir Schnitte durch das Stadium 8. Beginnt der Embryo ins Naupliusstadium einzutreten (Stadium 8-9, fixiert am 17. April 1937 nach Bouin-Duboscq), so liegt die Blastodermhaut ihm und dem grossen Dotterrest noch immer an.

Bemerkenswert ist, dass in diesen Schnitten der Zentralkörper des Dotters (Reichenbach, Zehnder) etwas vom Eizentrum abgerückt aufzufinden ist (Fig. 3 A u. 3 B). Ueber seine Funktionen weiss man noch nichts, jedenfalls aber ist es das erste Mal, dass er in einem derart vorgerückten Entwicklungsstadium aufgefunden wurde.

Während der Naupliusphase hebt sich die Blastodermhaut vom Embryo ab, wobei ich in Schnitten durch Stadien, die ich am 21. April 1937 (nach Orth) fixiert hatte, unter der abgehobenen Blastodermhaut eine feine praelarvale Cuticula entdecken konnte. Dieses Bild begegnete mir auf allen Schnitten der folgenden Stadien 9—14, d.h. bis unmittelbar vor dem Schlüpfen (Fig. 4 A u. 4 B). Die geprüften Stadien waren in den Jahren 1927, 1929 und 1932—37 in den verschiedenartigsten Gemischen fixiert worden. Bei der Betrachtung von Schnitten älterer Entwicklungs-

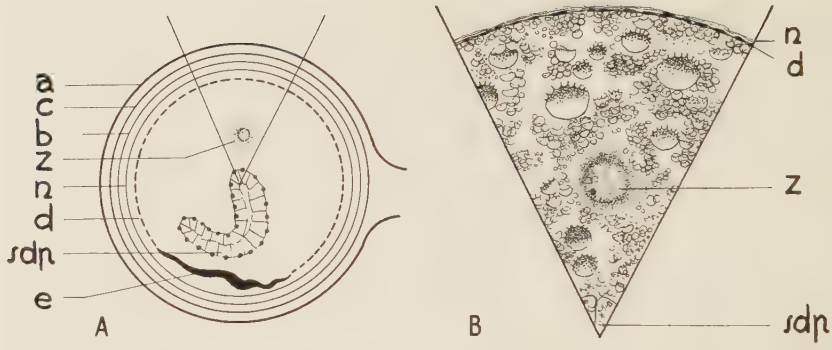


Fig. 3.

a = Aufhängemembran *b* = Befruchtungsmembran *c* = Chorion
d = Blastoderm *e* = Embryonalanlage *n* = Naupliuscuticula
sdp = sekundäre Dotterpyramiden *z* = Zentralkörper

Fig. 3 A.

Querschnitt durch einen Embryo in einem auf das Naupliusstadium folgenden Entwicklungszustand. Zum ersten Mal konnte hier der Zentralkörper des Dotters noch nachgewiesen werden. Vom Blastoderm abgelöst, ist die Naupliuscuticula zu erkennen. Schema.

Fig. 3 B.

Ausschnitt aus Fig. 3 A mit dem etwas exzentrisch gelagerten Zentralkörper des Dotters. Bemerkenswert ist in diesem Stadium das Aussehen der Dotterkugeln. Die drei äussersten Hüllen sind mit Rücksicht auf die Fixierung des Eies abgeschält.

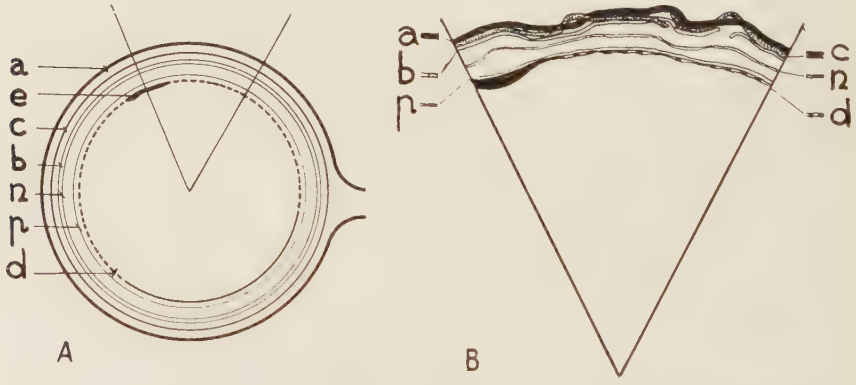


Fig. 4 A.

Querschnitt durch ein Ei mit ausgebildetem Embryo kurz vor dem Schlüpfen. Der Embryo ist nun auch von der praelarvalen Cuticula umgeben, die er im Augenblick des Schlüpfens abstreift. Die Larvencuticula, die sich in den letzten Tagen der Embryonalperiode bildet, ist nicht eingezeichnet.

Fig. 4 B.

Detailbild zu Fig. 4 A. Der Embryo mit seinen fünf Hüllen. *a* = Aufhängemembran, *b* = Befruchtungsmembran, *c* = Chorion, *d* = Blastoderm, *e* = Embryonalanlage, *n* = Naupliuscuticula, *p* = praelarvale Cuticula.

phasen ist mir stets aufgefallen, dass die als Neuerwerbung des Naupliusstadiums beschriebene praelarvale Cuticula gegen Ende der Embryonalentwicklung dem Embryo wegen der bevorstehenden Häutung, die gleichzeitig mit dem Schlüpfen vor sich geht, nur noch lose anliegt. Sie wird meist durch die Fixierung stark abgehoben. Ueber dem embryonalen Gewebe hat sich unter der abgehobenen Cuticula bereits die Larvencuticula gebildet.

Damit habe ich feststellen können, dass die Blastodermhaut, die vermutlich schon von Rathke (1829) und Lereboullet (1862), sicher aber von van Beneden und Bessels (1870), P. Mayer (1877), Reichenbach (1886) und Zehnder (1935) gesehen worden ist, während der ersten Periode der Embryonalentwicklung bis zum Naupliusstadium persistiert, um dann als Nauplius-cuticula (im Sinne Reichenbachs, 1886) abgestossen zu werden. Von diesem Stadium weg umgibt sie das Ei als vierte Hülle, während dieses eine neue Cuticula ausgebildet hat, die im Moment des Ausschlüpfens mit den vier andern Hüllen abgestossen wird. Damit ist aber auch erklärt, warum ich den schlüpfenden Embryo ausser aus der dreifachen „Eischale" noch aus zwei weitern Hüllen befreien musste.

Halten wir zusammenfassend fest, dass der Embryo von *Astacus fluviatilis* (Rond.) L. unmittelbar vor dem Ausschlüpfen von fünf Hüllen umgeben ist: den schon früher beschriebenen drei eigentlichen Eihüllen, der Naupliuscuticula und einer praelarvalen Cuticula. Von dieser letztgenannten Cuticula wird dann in Kapitel III im Zusammenhang mit der Befestigung der Larven am Muttertier noch die Rede sein.

3. Künstliche Zucht.

„Die Eier des Krebses entwickeln sich nicht, wenn sie von den Abdominalfüssen losgerissen werden," schrieb Dröscher (1906, S. 86), „sondern nur solange sie an diesen befestigt bleiben; daher ist eine künstliche Erbrütung..... unmöglich, oder doch nur insoweit möglich, als man die mit den Eiern besetzten Abdominalfüsse von den Krebsweibchen abschneidet und in fliessendem Wasser erbrütet."

Und bei Zehnder finde ich im Zusammenhang mit der Beschreibung der Befestigung der geschlüpften Larven an der Mutter die Bemerkung (1935, S. 378): „In der Tat scheinen die ausgeschlüpften Krebschen von dieser Verbindung mit dem Muttertier abhängig zu sein. Wird nämlich diese Bindung vorzeitig oder willkürlich gelöst, so fallen die Jungen zu Boden und sterben, isoliert vom Muttertier, schon nach 1—2 Tagen ab."

Dass diese Angaben nicht ohne weiteres zutreffend sein konnten, zeigte mir schon die Tatsache, dass ich bereits im Winter 1933/34 Eier während Monaten in Gläsern hatte halten und sie unabhängig vom Muttertier zum Schlüpfen und die Larven sogar zum Häuten hatte bringen können.

Nach verschiedenen Versuchen gelang es mir, Eier schon vom Naupliusstadium weg zur Entwicklung zu bringen.

Einige der Aussenfaktoren, von denen das Gelingen der Aufzucht abhängt, sind: der Gesundheitszustand der Eier, die regelmässige und genügende Bewässerung und wahrscheinlich auch die Beleuchtung.

Im Verlaufe der Entwicklung treten vermutlich besondere Empfindlichkeitsphasen im Bezug auf gewisse Aussenfaktoren auf. Als Belege zu dieser Behauptung dienen die folgenden Beobachtungen: Im Januar 1938 hielt ich drei Weibchen, die kurz zuvor abgelegt hatten, in grossen Confituregläsern unter laufendem Wasser im Laboratorium. Die Eier befanden sich am 14. Januar in gutem Zustand in den ersten Entwicklungsstadien, während denen äusserlich nur das Verschwinden des weissen Keimflecks festzustellen ist. Die gesunden Eier zeigten nun in den folgenden Tagen eigentümliche Zerfallserscheinungen. Der Eiinhalt konzentrierte sich auf eine Halbkugel, auf deren aequatorialen Ebene der ehemalige Keimfleck in unregelmässigen gelblichen Schollen oder als gleichmässige Schicht zu sehen war. Der Dotter hatte sich bis zum 25. Januar in eine amorphe, violettbraune Masse umgewandelt, aus deren Innerem eine helle Flüssigkeitskugel durchzuschimmern schien. Dieser Zerfall verlief an den Eiern der drei getrennt gehaltenen Krebsweibchen parallel, trat jedoch am Gelege eines Krebses der gleichen Sendung, der im Bassin des Aquarienraumes gehalten wurde, nicht auf. Ich schloss daraus, dass äussere Faktoren an diesem Zerfall schuld sein müssten. Vielleicht hatte die intensive Belichtung, der die Gelege

in den Gläsern im Laboratorium ausgesetzt waren, einen besondern Einfluss.

Am 6. Mai 1937 hatte ich beim Sortieren von 150 Eiern aus drei Gelegen, deren Entwicklung bis zum Stadium 11 (ZEHNDER 1935) vorgeschritten war, aus dem klaren Aussehen des Embryo und aus der Fleckenlosigkeit des Dotters auf gesunde Eier geschlossen und diese von den übrigen, die ich als „zerfallen" oder „unsicher" bezeichnete, getrennt. Es war ziemlich genau die Hälfte aller Eier, von denen, mit einem Verlust von drei Eiern am 12. Juni, alle zur Entwicklung gelangten, von denen aber laufend Proben fixiert wurden, sodass nur noch wenige unmittelbar vor dem Schlüpfen fixiert werden konnten. Die andere Hälfte, die „Anormalen", ging mit Ausnahme von vier Eiern, die wohl bei den „Unsichern" falsch eingereiht worden waren, zu Grunde. Ich schloss daraus, dass mit dem Stadium 11 (vielleicht schon etwas früher) unter meinen Zuchtbedingungen eine kritische Phase überwunden war, weil Eier, die sich bis zu diesem Punkt normal entwickelt hatten, mit verschwindend wenig Ausnahmen zur vollen Entwicklung kamen. Ich hatte diese Beobachtungen, allerdings ohne mir Zahlen und Zeiten zu merken, auch schon bei frühern Zuchten gemacht.

Die Schlüpfperiode brachte jedes Mal ausserordentliche Verluste. Hier scheinen die äussern Bedingungen in meinen Versuchen von einem Optimum noch weit entfernt zu sein. Immerhin haben die Versuche, die Eier nicht in den Glasschalen liegen zu lassen, sondern sie aufzuhängen, aufschlussreiche Resultate gezeitigt. Ich werde im Zusammenhang mit dem Schlüpfen im Kapitel III näher auf sie eingehen.

Zur Fütterung der Jungtiere habe ich 1938 ausschliesslich Tubifex verwendet und habe bloss neue Würmer in die Schale gegeben, wenn die früher verabreichten gefressen, oder aber im Sandbelag des Zuchtgefässes sich eingegraben hatten. Ich glaube nicht, dass die Krebschen an den Myriophyllumpflänzchen in den Schalen gefressen haben, wenn sie sich in ihren Aesten auch gerne aufhielten.

Die Verluste an jungen Tieren, die durch kleine Tubifexe im Jahre 1937 verursacht worden waren, die den Weg in die Kiemenhöhlen der Krebse gefunden hatten, blieben, wohl wegen des Sandbelages der Zuchtschalen, in den sie sich eingraben konnten, aus.

KAPITEL III

POSTEMBRYONALE ENTWICKLUNG.

1. Schlüpfen, Dotterrest, Pigmentierung, Verhalten, Grösse.

Entsprechend der während dreier Monate möglichen Eiablage findet das Schlüpfen zwischen Ende Mai und Anfang August statt. Es scheinen dabei Eier, die im Dezember oder gar im Januar abgelegt werden, die Embryonalentwicklung in kürzerer Zeit zu durchlaufen, also solche, die im Herbst abgelegt werden und während der Wintermonate, bedingt durch die tiefe Temperatur des Milieus, nur wenig Fortschritte zeigen. Es ist innerhalb gewisser Grenzen die Entwicklungsgeschwindigkeit sicher eine Funktion der Temperatur des Milieus. Jedenfalls gelten die von Zehnder (1935, S. 390) angegebenen Daten nur für früh abgelegte Eier und deren Entwicklung, wie auch die Angabe von Wochenzahlen für das Alter verschiedener Entwicklungsstadien einen nur auf seine Zuchtbedingungen beschränkten Wert besitzt. Als Vergleichsmöglichkeit für den Entwicklungsablauf verschiedener Gelege kommen nur die von Reichenbach festgesetzten und von Zehnder erweiterten Stadien in Betracht, die durch ihre besondern Charakteristika leicht zu erkennen sind. Gegen Ende der Embryonalperiode wäre aber die Einführung von Zwischenstadien vorteilhaft; ich habe deshalb für meinen Gebrauch weitere Unterteilungen vorgenommen, von denen an anderer Stelle die Rede sein soll.

Ist die Embryonalentwicklung soweit vorgeschritten, dass die Scherenspitzen des ersten Gehbeinpaares zwischen den Augen liegen und sich der Kranz der Anlagen der Mitteldarmdrüse am Hinterrand des Dotters von einem goldgelben, durchsichtigen Aussehen zu einem weisslichgelben und opaken verändert hat, dann steht der Embryo unmittelbar vor dem Schlüpfen. Hängen die

Eier noch am Abdomen des Weibchens, dann fallen die Larven, nachdem sich die Hüllen durch einen dorsalen Querriss geöffnet haben, infolge ihres Gewichtes und mit Hilfe kleiner Pressungen, welche die dicht beieinanderhängenden Eier, besonders während der Bewegungen der Pleopoden, gegenseitig ausüben, heraus. Zugleich ist durch die Lage des Embryos, der bei normaler Entwicklung so im Ei orientiert ist, dass die Augen und damit die Scherenenden des ersten Beinpaares und das Telson unter dem Eistiel liegen, die praelarvale Häutung und die spätere Aufhängung gesichert, da der Embryo aus der Blastodermhaut und aus der praelarvalen Cuticula geradezu herausfällt. Blastodermhaut und praelarvale Cuticula werden dabei durch die einrollenden Ränder der drei äussern Eihüllen zerrissen und festgehalten. In der Folge wird die praelarvale Cuticula der Larve über das Abdomen, das zuletzt gehäutet wird, abgezogen und dabei umgestülpt (Fig. 5).

Fig. 5. Ventralansicht des Abdomens einer Larve von *Astacus fluviatilis* mit den Resten der umgestülpten praelarvalen Cuticula.

Die richtige Orientierung erhält die Eizelle unmittelbar vor oder gleichzeitig mit dem Auftreten der ersten Embryonalanlage. Die gefurchte Eizelle hat im Stadium der stärksten Volumenverminderung die Gestalt eines um die kleine Achse gedrehten Rotationsellipsoids und stellt sich innerhalb der Hüllen immer so ein, dass die Ebene ihrer grossen Radien horizontal steht. Bis zu einem, nicht näher bestimmbaren Zeitpunkt, ist in dieser Blastosphaere (im Sinne Reichenbachs 1886) keine Polarität ausgebildet, sie kann durch Bewegungen des Eies zum Kippen um 180 Grad gebracht werden und bleibt in dieser neuen Stellung. Nach dem erwähnten Zeitpunkt aber gelingt dies nicht mehr; es stellt sich immer die gleiche Seite nach oben; auch wenn ein Kippen gelungen ist, erfolgt durch die geringste Erschütterung ein Zurückdrehen. Es hat in diesem Zeitpunkt wohl die in den folgenden Phasen deutlich wahrnehmbare, asymmetrische Volumenvergrösserung des Körpers bereits begonnen, sodass die Drehung als Folge der Exzentrizität des Schwerpunktes zustande kommt.

Eine Mithilfe des Muttertieres beim Schlüpfen durch Schlagen des Abdomens, wie es für Hummerweibchen beschrieben wird (Krumbach-Kükenthal 1926/27), habe ich bei den wenigen Weibchen, die ich während des Schlüpfens ihrer Jungen beobachten konnte, nicht festgestellt; im Gegenteil schien es mir, als lägen die Muttertiere mit erhöhtem, an die Blumentopfwand gedrücktem Abdomen besonders ruhig.

Lagen die Eier losgetrennt vom Weibchen in gut durchwässerten Schalen, dann begann das Schlüpfen regulär mit einem dorsalen Querriss der Eihüllen; jedoch gelang es im Mittel nur etwa 20% der Larven, sich zu befreien; die übrigen blieben, wie mich Kontrollversuche im Juli 1938 lehrten, in der Blastodermhaut hängen und gingen elend zu Grunde. Versuche, die Eier an den Pleopoden des toten Muttertieres hängen zu lassen, diese jedoch abzuschneiden und an einem Faden in einer Glasschale aufzuhängen, haben sich ausgezeichnet bewährt, ebenso das Aufbinden jedes einzelnen Eies an einen Faden und das Zusammenfassen zahlreicher (ca. 50) Fäden zu Bündeln. Die Pleopodenbewegung und das Putzen der Eier durch das Weibchen werden ersetzt durch gute Wässerung und saubere Gefässe, ebenso werden zerfallene oder schimmlige Eier sofort entfernt.

Ich habe mit dieser Aufhängung in Bezug auf die Gesundheit der Eier bessere und in Bezug auf die Sicherheit des normalen Schlüpfens mindestens ebenso gute Erfahrungen gemacht als bei Gelegen, die ihre Entwicklung an der Mutter angehängt durchliefen (Tab. 5). Ausserdem waren aber auf diese Weise die Gelege vor zahlreichen äussern Gefahren geschützt, nicht zuletzt vor dem Gefressenwerden durch die Weibchen. Die normalen Kontrollen der Gelege, wie ich sie jeweils nur zweimal täglich vornahm, genügten nicht, um zur Behauptung, dass die jungen Krebse vorwiegend am Abend und in der Nacht schlüpfen (Krumbach-Kükenthal, 1926/27) endgültig Stellung zu nehmen; jedoch glaube ich aus Tabelle 4 eher entnehmen zu können, dass das Schlüpfen auf Tag und Nacht etwa gleichmässig verteilt ist. Diese Auslegung scheint mir durch Berücksichtigung des Umstandes gestützt, dass einzelne Morgenkontrollen sehr spät, und die Abendkontrollen teilweise früh stattfanden. Ausserdem habe ich in kürzeren Inter-

vallen den Zeitpunkt der ersten Häutung dieser Tiere registriert und eine absolute Gleichmässigkeit in der Verteilung über Tag- und Nachtstunden feststellen können. Aus der empirisch gefundenen Gesetzmässigkeit im zeitlichen Ablauf des Schlüpfens und der Häutung glaube ich annehmen zu dürfen, dass weder Schlüpfen noch Häutung innerhalb meiner Zuchtanordnung an Helligkeit oder Dunkelheit gebunden waren.

Tabelle 4.

Datum	Zeit der Kontrolle		Zahl der geschlüpften Tiere		Wassertemperatur
13.VII.37	09.00		3		
		16.00		5	
14.VII.37	09.00		14		
		18.00		7	
15.VII.37	08.45		9		13,0
		19.00		8	13,8
16.VII.37	08.30		7		14,0
		20.00		3	13,9
17.VII.37	08.30		3		15,0
		12.30		1	13,5
18.VII.37	11.30		–		13,0
		19.00		1	15,3
19.VII.37	09.00		–		12,7
		17.00		2	12,6
			Nacht:	Tag:	
7 Tage			36	27	

Die Verzögerung des Schlüpfens ist eine Folge der weniger guten Aussenbedingungen, da die Eier frei auf dem Boden der Glasschalen lagen.

Die folgende Tabelle, No. 5, gibt einen Ueberblick über das Schlüpfen verschiedener Gelege im Juli 1937; ich habe leider die Fehlschlüpfungen nicht gezählt, sonst wäre der Unterschied in der Dauer der Schlüpfperioden zwischen aufgehängten und nichtaufgehängten Eiern noch viel prägnanter.

In den Zuchten des Jahres 1937 schlüpften die Larven von sechs Gelegen ungefähr gleichzeitig mit einem Maximum zwischen dem 23. und 26. Juli. Im einen Gelege (VIII *l*) begann die Befreiung aus den Hüllen schon 10 Tage früher.

Beachtenswert ist jedenfalls, dass in diesem, sowie in früher beobachteten Fällen die Krebsweibchen ihre Eier im Zeitraum

Tabelle 5.

Juli 1937	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.	29.	30	Total
VIII *l*	8	21	17	10	4	1	2												63
VIII *q*									5	2	0	0	3	14	0	0	1		25
VIII *r*											6	10	23	4	2				45
VIII *t*										1	10	44	36	13					104
VIII *u* 1	aufgehängt:								2	7	44								53
u 2	nicht aufgehängt:									2	18	13	1						34
VIII *v* 1	aufgehängt:								1	29	53	52							135
v 2	nicht aufgehängt:									7	12	4	4	2	2				31
VIII *w* 1	aufgehängt:											9	24	22	11				66
w 2	nicht aufgehängt:												6	12	3	1	1		23
Total . .	8	21	17	10	4	1	2		8	48	143	132	97	67	18	1	2		579

von Ende Oktober bis Mitte Januar ablegten, das Schlüpfen jedoch in einem wesentlich engern Intervall in den Monaten Juni und Juli erfolgte.

Demnach scheint die Dauer der Embryonalentwicklung stark von Aussenbedingungen — und unter diesen vorwiegend von der Temperatur — abhängig zu sein. Die Larven eines Geleges in günstigen Bedingungen sind in 1—3 Tagen geschlüpft. Ob der Moment des Schlüpfens innerhalb dieses Intervalles mit dem der 1—2 Nächte dauernden Ablage übereinstimmt, sei dahingestellt; jedenfalls aber habe ich während meinen Beobachtungen feststellen können, dass aus der Länge des Schlüpfintervalles eines Geleges und aus der Geschwindigkeit des Schlüpfens jeder einzelnen Larve auf die Lebensbedingungen des Geleges und den Gesundheitszustand der Eier Schlüsse gezogen werden dürfen.

Larven aus aufgehängten Eiern (Tabelle 5: VIII *u* 1, VIII *v* 1, VIII *w* 1) schlüpfen innerhalb von 3 (bis 4) Tagen, ohne Verluste, und das einzelne Tier innerhalb weniger Minuten.

Tabelle 5 zeigt den Gegensatz zu den Larven aus Eiern mit verzögertem Schlüpfen, die nicht aufgehängt waren; sie kann jedoch die zahlreichen Fehlschlüpfungen und die beträchtliche Dauer bis zur vollständigen Befreiung aus den Hüllen nicht angeben. Stelle ich für die drei geteilten Gelege (VIII *u*, VIII *v* und VIII *w*) die Schlüpfungen nach ihrem Beginn zusammen, wobei auch die Tage mit der maximalen Zahl von Schlüpfungen zusammenfallen, so erhalte ich eine Bestätigung meiner Behauptung (Tabelle 6).

Tabelle 6.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Tag der Schlüpfperiode		Anzahl der Larven
12	60	119	63				aufgehängte Eier	254
	15	42	20	6	3	2	liegende Eier	88

Nach der Befreiung aus den Hüllen erfährt die Larve die erste Streckung, wenn nämlich die praelarvale Cuticula über Extremitäten und Abdomen abgezogen wird (s. S. 419 und S. 427) und diese voneinander getrennt und vom Körper abgehoben werden. Die Larve bleibt mit den eingekrümmten Scherenenden in der abgezogenen Hülle eingehakt und hängt so einige Zeit bewegungslos. Ist sie aus einem Ei ausgeschlüpft, das auf dem Boden einer Glasschale lag, dann liegt sie neben der verlassenen Hülle auf einer Seite, da die Beine noch nicht fähig sind, sie zu tragen. Unmittelbar nach dem Schlüpfen beginnt der Scaphognathit zu schlagen, die Extremitäten führen die ersten unkoordinierten Bewegungen aus, die Scheren öffnen und schliessen sich (wenigstens bei Larven in den Glasschalen) und das Abdomen zuckt zu den ersten Schlagserien. Ich habe einige Stunden nach dem Schlüpfen die Scaphognathitschläge gezählt und an 5 Larven folgende Ergebnisse erhalten:

Larve	No. 1	133 Schläge/Min.	Temp. 20,5°
	No. 2	135 Schläge/Min.	Temp. 19,3°
	No. 3	138 Schläge/Min.	Temp. 20,5°
	No. 4	147 Schläge/Min.	Temp. 20,5°
	No. 5	150 Schläge/Min.	Temp. 21,0°

Nach zwei bis drei Tagen zählte ich bereits 173 und 229 Schläge/Min. bei einer Temperatur von 21,0°.

Schon am zweiten Lebenstag hat der Cephalothorax bei gleichzeitig fortschreitendem Abbau des grossen Dotterbezirks in der Gegend der spätern Mitteldarmdrüse eine Länge erreicht, die gleich der doppelten Breite ist. Das zwischen die Augen eingesenkte Rostrum hebt sich etwas und das Abdomen streckt sich mehr und mehr. Das schwarze Augenpigment und der dunkelbraune U-förmige Dotterrest bilden auffällige Farbklekse im nur schwach pigmentierten, durchscheinenden Körper. Rote Chromatophoren, deren Auftreten ich schon ca. 4 Wochen vor dem Schlüpfen im Ei beobachtet hatte, liegen an den Cephalothoraxrändern vor allem im Rostrum, an den Augenrändern und in den Partien über dem Herzen zerstreut; ebenso finden wir sie im ersten Beinpaar, vor allem in den grossen Scheren, vereinzelt in den kleinen Antennen, den Augenstielen und in den Tergiten des Abdomens.

Das Abdomen weist einen beinahe runden Querschnitt auf. Die Pleopoden des zweiten bis fünften Abdominalsegmentes sind als gegabelte Anhängsel erkennbar. Das Telson ist eine länglich ovale und gezähnelte Scheibe mit einer in der Fortsetzung der Afteröffnung, in der Längsachse des Tieres verlaufenden Rinne, die in einer schwachen Bucht des Telsonrandes ausmündet. An der Basis des Telsons sind die zum 6. Segment gehörenden Uropoden erkennbar.

Mehrere Autoren sprachen sich für eine weitgehende Aehnlichkeit der geschlüpften Larven mit dem Muttertier aus (Roesel 1755, Huxley 1881, Dröscher 1906, Voelkel 1919). Dass diese Aehnlichkeit nach einigen Lebenstagen bereits sehr gross ist, ist nicht zu bezweifeln, über die Larven in den ersten Tagen nach dem Verlassen des Eies kann man getrennter Meinung sein (Fig. 6), ohne deswegen mit Skorikow und Redikorzew (1911) übereinzustimmen, die nicht die geringste Aehnlichkeit gesehen haben wollten. Das geschlüpfte Junge unterscheidet sich morphologisch vom adulten Tier, abgesehen von den Ausmassen und Proportionen, durch den Besitz von larvalen Organen (Scherenzähne und Telsonstacheln) und durch das Fehlen von Organen und Segmentanhängen, die erst im Verlaufe der postembryonalen Entwicklung erworben werden

(Genitalöffnungen, Gonopoden, Uropoden). Ausserdem ist es unbehaart und pigmentarm.

Der eben geschlüpfte Krebs ist also im

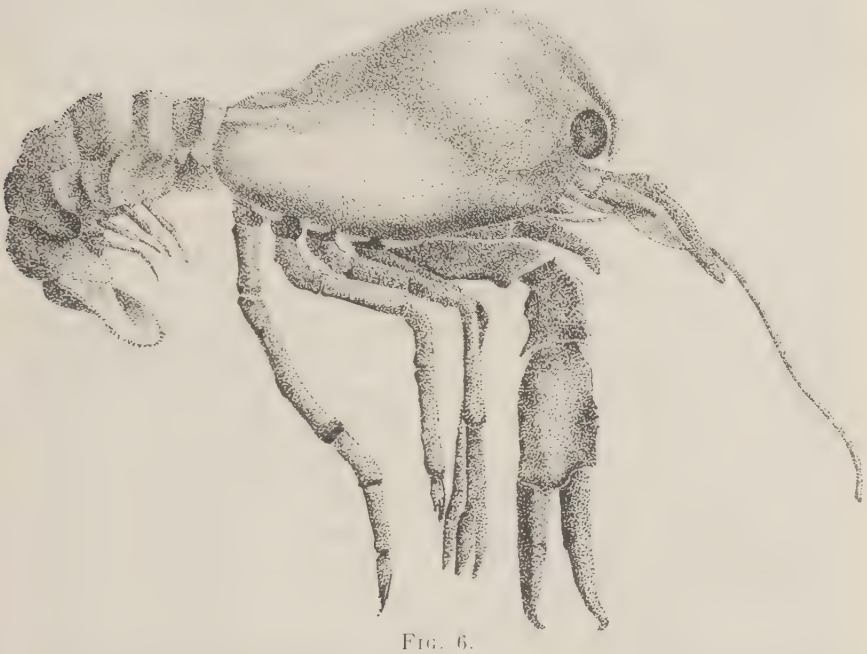


Fig. 6.
Larve von *Astacus fluviatilis* im Alter von 10 Tagen, unmittelbar vor der ersten postembryonalen Häutung (11. Juli 1938).

vollen Sinne dieses Wortes als typische „Larve" zu bezeichnen.

Die Masse eines eben im Aquarium geschlüpften Tieres hat Baumann (1932) bestimmt:

Länge des ganzen Tieres	7,7 mm
Länge des Rostrums	0,9 mm
Länge des Cephalothorax	3,8 mm
Breite des Cephalothorax	3,0 mm
Dorsoventrale Höhe des Thorax . .	2,0 mm
Länge des Abdomens	2,0 mm
Breite des Abdomens	1,0 mm
Länge der Telsonplatte	1,0 mm
Breite der Telsonplatte	1,3 mm

Es scheint sich hier allerdings um ein kleines Tier gehandelt zu haben; denn die Durchschnittsgrössen werden meist etwas höher angegeben. Lereboullet (1862) gab eine Länge von 11 mm und eine Thoraxbreite von 3 mm an, Chantran (1872) 8 mm, Carbonnier (1869) 9 mm, Micha (1880) 9 mm, Schikora (1916) 8,5 mm und ein Gewicht von 0,023 g. Voelkel (1919) bestimmt die Körperlänge auf 4—6 mm und meinte wahrscheinlich die Länge des Cephalothorax.

2. Die Fixierung der Larve am Muttertier. Der hyaline Faden.

Lereboullet (1854) schrieb in No. 34 des vierten Kapitels seines Résumés: „Quand l'écrevisse est éclose, elle reste suspendue à la mère, par l'ancienne membrane vitelline, jusqu'après la première mue!" Ob er den Aufhängemechanismus nun richtig und voll erkannt, oder ihn nur geahnt hat, bleibt ungewiss. Chantran (1872) und Robin, der Referent seiner Arbeit vor der Académie (1872), gaben eine eingehende Darstellung der doppelten Aufhängung der Larve. Robin gibt eine zusätzliche Darstellung des „filament hyalin", das die acht innersten Telsonfäden mit der verlassenen Eihülle verbindet. Seither wurde dieser hyaline Faden immer wieder, und besonders in neueren Publikationen zitiert und diskutiert, ohne aber dass eine plausible Erklärung hätte gegeben werden können. Schikora (1916) hatte der Besprechung einer seiner Abbildungen die Bemerkung beigefügt: „Er (der hyaline Faden) scheint der Dottermembran des Eies zu entsprechen, mit der die letzten Zähne des Telsons verwachsen sind, und die durch das Gewicht des Tierchens in die Länge gezogen ist." Diese Vermutung wurde von Baumann (1932) abgelehnt und Zehnder (1935), der stark auf Baumanns Darstellung fusst, erkannte nur auf jeder Seite der Längsrinne des Telsons fünf kleine Fäden, die gegen die Mediane konvergieren und sich „am Hinterrande des Telsons nach kurzer Zeit zu einem Bändchen vereinigen, welches dann seinerseits mit den Resten der aus der embryonalen Häutung resultierenden Hülle in Verbindung steht".

In einer Arbeit von Andrews (1907), die in Europa sozusagen unbekannt geblieben ist, fand ich, nachdem sie auch mir erst sehr spät zugänglich geworden war eine Bestätigung der wesentlichen Punkte meiner eigenen Beobachtungen.

Verfolgen wir das Schlüpfen und vor allem die praelarvale Häutung noch einmal in Bezug auf die nachfolgende Aufhängung der Larve. Die Eihüllen haben sich durch einen Querriss auf der Dorsalseite des Embryos geöffnet und dabei die Blastodermhaut (Naupliuscuticula) und die schon etwas abgehobene praelarvale Cuticula zerrissen, oder aber diese beiden Häute werden vom Embryo aufgesprengt, der nun mit dem Rücken voran die Hüllen verlässt. In diesem Moment rollen sich die drei äussern Eihüllen infolge der von aussen nach innen zunehmenden Spannungen ein, erfassen dabei auch Blastodermhaut und praelarvale Cuticula und halten sie auf diese Weise fest. Die Larve hat sich nun nur noch mit ihren Gliedern aus den ventralen Partien der praelarvalen Cuticula zu befreien. Dies geschieht entweder passiv durch die Wirkung ihres Körpergewichts, sie fällt gleichsam aus der umhüllenden Haut heraus, oder aber durch aktives Herausziehen, sobald ihre Glieder die nötige Bewegungsfähigkeit erlangt haben (Verzögerung des Schlüpfens!).

Es zeigt sich schon jetzt, von welch grosser Bedeutung die Aufhängung der Eier ist, weil bei nicht aufgehängten die Wirkung des Eigengewichtes der schlüpfenden Larve sowohl beim Zerreissen der Blastodermhaut und der praelarvalen Cuticula, als auch beim Befreien der Glieder aus der sie umgebenden Hülle verloren geht und damit die Sicherheit des Gelingens der Befreiung stark gefährdet ist (Fehlschlüpfungen!).

Beim passiven Herausfallen der Larve aus den Hüllen (eine aktive Mithilfe ist in geringem Ausmass anzunehmen) müssen die Futterale der praelarvalen Cuticula über die Scheren des ersten Beinpaares und über das Telson geradezu abgezogen werden, weil eine glatte Häutung mit einem saubern Abstossen der Hülle unmöglich ist. Die eingekrümmten Zähne an den Scherenenden wirken als Widerhaken; sie bleiben in der beim Abziehen umgestülpten Haut automatisch hängen und die innersten Telsonstacheln sind, vermutlich durch ein Sekret, mit der abgestreiften Hülle verbunden.

Auf diese Weise wird die Larve ohne aktives Zutun an der praelarvalen Cuticula und damit an den leeren Eihüllen bezw. am Muttertier befestigt.

Mit der Aufdeckung dieses Vorganges, der sich für die Larve in

logischer Selbstverständlichkeit abspielt, erübrigen sich alle Diskussionen über Zeit und Ort des ersten Zugriffs mit den Scheren und alle Untersuchungen über Greifreflexe bei in Glasschalen ausgeschlüpften Larven. Meine Beobachtungen aber, dass die geschlüpften Jungen unmittelbar nach der Befreiung nicht befähigt sein können, mit ihren Scheren zu packen, dass sie jedoch nach der Erhärtung der Scheren und nach dem Erwerb der Bewegungsfähigkeit ihre Griffe loslassen und neu fassen können, werden verständlich und lassen sich ohne weiteres in meine Darstellung vom Ablauf der Häutung einordnen.

Die doppelte Aufhängung garantiert den Larven den für den ersten postembryonalen Lebensabschnitt nötigen Schutz am Muttertier.

Ist das Exoskelett wenige Stunden nach der Häutung etwas erhärtet und ist die Larve im Stande, koordinierte Bewegungen auszuführen, dann werden die Zähne aus der Cuticula herausgezogen und die Häutung ist an dieser Stelle beendet. Nun erst sind die Scherenhaken eine Hilfe beim aktiven Festklammern der noch schwachen Larve an leeren Hüllen, Eistielen und dergl. Die noch am Telson fixierte abdominale Hülle wird meist durch Abdomenschläge zerrissen, hängt der Larve während einigen Tagen in Fetzen noch an und zerfällt meist noch vor Ablauf der Larvenzeit (Fig. 5).

Es braucht also das Losgelöstsein der Eier vom Muttertier nicht unbedingt nachteilige Folgen auf das Schlüpfen der Larve zu haben (ca 20% der Larven aus nicht aufgehängten Eiern schlüpfen normal). Sicher werden sich keinerlei Nachteile zeigen, wenn die Eier irgendwie an den Stielen aufgehängt werden.

So einfach und einleuchtend das Einhängen der Scherenzähne in der abgestreiften Hülle erklärt werden kann, so wenig übersichtlich ist die Art der Fixierung der praelarvalen Cuticula an den innersten Telsonstacheln. Die morphologischen Verhältnisse und anatomischen Veränderungen des Telsons im Verlaufe der postembryonalen Entwicklung sind Gegenstand einer besondern Untersuchung.

Bis zur ersten postembryonalen Häutung verändert sich die Larve wesentlich. Der kugelige und breite Cephalothorax wird lang und schmal und flacht dorsal ab; dabei entstehen die ersten Skulpturen (Fig. 6). Das Abdomen streckt sich und plattet dorso-

ventral ab. Die Gliederung der Extremitäten wird deutlicher, die Scheren und Gehbeine führen koordinierte Bewegungen aus. Am ersten Tag nach dem Schlüpfen erscheint in den vordersten Kopfpartien blaues Pigment, das bald am ganzen Körper stark in Erscheinung tritt, um unmittelbar vor der Häutung beinahe ganz zu verschwinden. Der Dotterrest hat bedeutend abgenommen und die Anlage der Mitteldarmdrüse ist umfangreicher geworden.

Nichtaufgehängte Larven liegen auf einer Körperseite, da Gehbeine und Statozysten noch funktionsunfähig sind. Sie vermögen sich durch Serien von raschen Abdomenschlägen fortzubewegen. Sie halten sich mit Vorliebe an einem Faden, einer Schnur oder dergl. fest, fehlt aber ein solcher Gegenstand, dann halten sie sich in einem Knäuel von mehreren Tieren gegenseitig.

Einige Tage vor der Häutung erscheinen unmittelbar hinter den Augen in den seitlichen Magentaschen kleine weisse Gastrolithen, die durch den Rückenpanzer durchschimmern und rasch an Grösse zunehmen.

3. Die erste (postembryonale) Häutung. Beziehungen zwischen Schlüpfen und Häutung.

Ich habe bereits (S. 422) darauf aufmerksam gemacht, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit der Embryonalperiode von gewissen Aussenbedingungen abhängig, im übrigen aber für alle Eier eines einzelnen Geleges gleich ist. Es war nun zu erwarten, dass die Zeitspanne zwischen Schlüpfen und Häuten für die Larven ein und desselben Geleges gleich, für verschiedene Gelege aber, und besonders, wenn sie an verschiedenen Daten mit stark veränderten Aussenbedingungen schlüpfen und häuten, verschieden sei. Der erste Teil meiner Erwartung ist mit überraschender Exaktheit in Erfüllung gegangen, der zweite Teil insofern nicht, als nur in den Beobachtungsjahren, nicht aber innerhalb derselben Legeperiode Differenzen eintraten. Damit konnte eine alte, immer noch offene Frage klar verneint werden, ob nämlich die erste Häutung des Flusskrebses ohne Rücksicht auf Aussenbedingungen 10 Tage nach dem Schlüpfen vor sich gehen müsse. In diesem Sinne war nämlich die Angabe von Chantran (1870 und 1871) im Verlaufe der Jahre zitiert worden.

Ich habe die Häutungen der im Sommer 1937 beobachteten Gelege entsprechend der Tabelle 5 in einer Uebersicht zusammengestellt (Tabelle 7).

Tabelle 7. — *Die erste (postembryonale) Häutung.*

Gelege		Juli		August 1937														Summe
		30.	31.	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	
VIII	*l*	4	12	18	15	2	2	1	1									55
VIII	*q*								4	2	1	2	9	1	1			20
VIII	*r*										8	9	11	1	1	1		31
VIII	*t*										4	27	36	6	5			78
VIII	*u* 1									8	20							28
	u 2										16	9	5	2				32
	u 3									4	12	4						20
VIII	*v* 1									39	46	44	4					133
	v 2									2	12	7	1					22
VIII	*w* 1										4	11	15	4	–	–	2	36
	w 2										1	10	10	7	4	1	2	35
VIII	*x*						8	2	1									11
VIII	*y*				15	17	18	2										52
Summe . . .		4	12	18	30	19	28	5	6	55	124	123	91	21	11	2	4	553

Ich hatte die Zuchtversuche mit einigen hundert Eiern im Naupliusstadium begonnen, aus denen 579 Larven geschlüpft waren und 553 mit der Häutung begonnen hatten. Die Larvenzeit verursachte sozusagen keine Verluste, die Differenz erklärt sich aus den dauernd vorgenommenen Fixierungen. Zahlreiche Tiere gingen während der Häutung ein; ausserdem grassierte ein verheerender Kannibalismus, sodass der Bestand an Tieren rapid abnahm. Die Beobachtungen der Häutung konnten aber an einem zahlenmässig beträchtlichen Material durchgeführt werden und stimmen überdies derart genau miteinander überein, dass der Schluss ohne weiteres zulässig ist:

1. Es kann sich bei den gefundenen Gesetzmässigkeiten nicht um Zufallsresultate handeln.

2. Unter den Bedingungen meiner Zucht häuteten sich die Larven von *Astacus fluviatilis* 16—17 Tage nach dem Schlüpfen.

In Tabelle 8 wird der graphisch festgehaltene Verlauf des Schlüpfens mit dem der Häutung direkt verglichen. Es zeigt sich dabei die weitgehende Uebereinstimmung der beiden Prozesse. Differenzen sind vor allem bedingt durch die Summation kleiner Verzögerungen in der Häutung der einzelnen Gelege. Die gestrichelten Geraden in der Darstellung des Schlüpfverlaufes sind rekonstruiert. Die Tage, an denen die Larven der Gelege VIII *x* und VIII *y* schlüpften, sind mir wohl bekannt, hingegen die zahlenmässige Verteilung der Vorgänge nicht; ebenso habe ich Beginn und Abschluss des Schlüpfens bei VIII *e* genau registriert; die Zwischenzählungen waren jedoch wegen der grossen Zahl von Eiern an den aufgehängten Pleopoden unmöglich. Durch die Rekonstruktion, die auf Grund der gefundenen gesetzmässigen Abhängigkeit von Häuten und Schlüpfen möglich war, werden nicht die Gesamtzahlen, wohl aber die Verteilung der Häutungen auf die einzelnen Tage etwas verschoben. Nun sind aber die Tageswerte weitgehend vom Zeitpunkt der Ablesung abhängig, sodass bei Ablesungen und Zählungen in grossen Intervallen Fälschungen des Gesamtverlaufes verursacht werden, die ebenso gross sind als die durch die Rekonstruktion bedingten.

Die Larven des Geleges VIII *l*, deren Schlüpfen täglich zweimal registriert worden war, dienten zu einer entsprechenden Kontrolle während der ersten Häutung. Die Eier waren während der Embryonalentwicklung nicht aufgehängt, und in der Folge verteilte sich das Schlüpfen auf 5 Tage. Das Ueberraschende war nun, dass die 5 Tagesgruppen, jede für sich, nach 16 Tagen mit der Häutung begannen, wobei in der letzten die Verzögerung der Häutung eine Wiederholung der Verzögerung des Schlüpfens darstellt (Tabelle 9).

Die kleine zeitliche Differenz, die ich beim Schlüpfen zwischen den aufgehängten und den nicht aufgehängten Eiern beobachtete, fand ich bei der Häutung wieder. Tabelle 10 gibt den Verlauf von Schlüpfen und Häuten des Geleges VIII *u*. In den Tagen nach dem Schlüpfen lösten sich einige Larven ab und lagen bis

TABELLE 8. — *Vergleich von Schlüpfen und Häuten.*

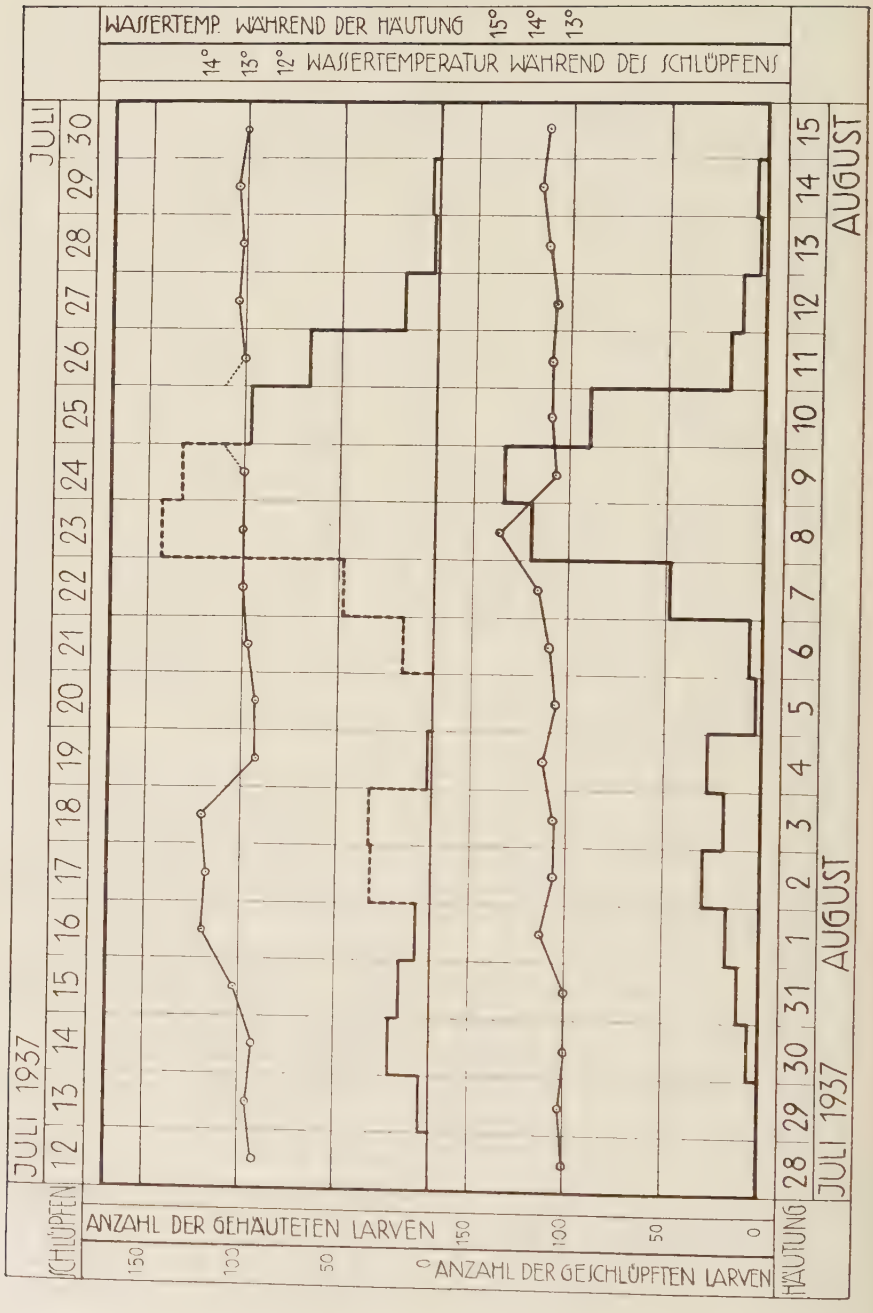


Tabelle 9.

		Juli 1937											August 1937					
		13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	....	29.	30.	31.	1.	2.	3.	4.	5.	6.
l_1	vorm.	2										4	2						
	nachm.	4																	
l_2	vorm.		14										10	9					
	nachm.		7																
l_3	vorm.			9										9	8				
	nachm.			8															
l_4	vorm.				6										7	1			
	nachm.				2														
l_5	vorm.					3	0	0								2	2	1	1
	nachm.					1	1	2											
		6	21	17	8	4	1	2				4	12	18	15	3	2	1	1

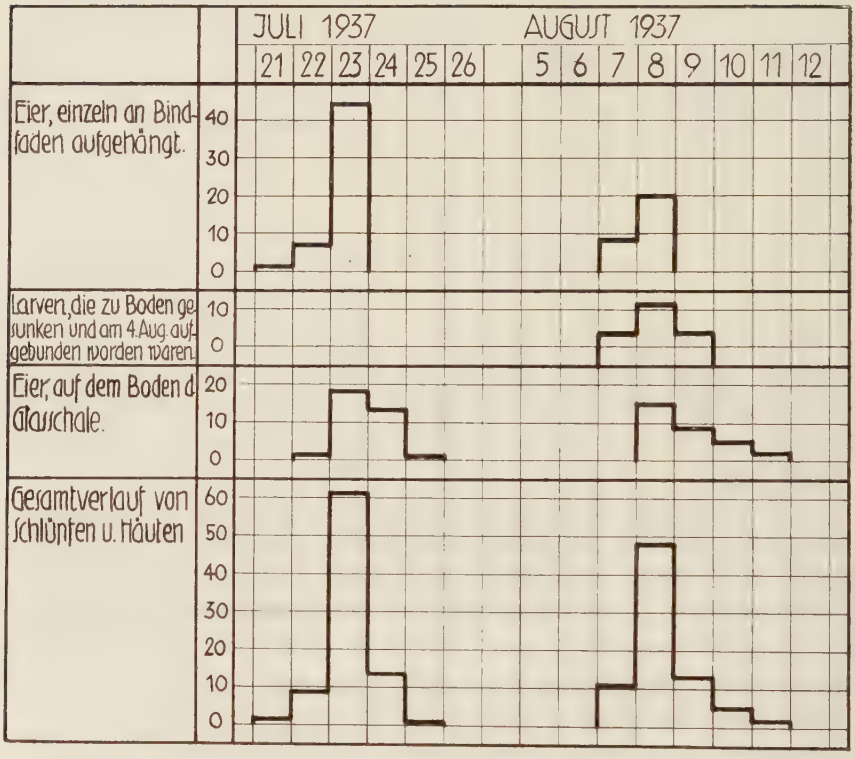
zum 4. August auf dem Boden der Schale; dann wurden sie neu aufgebunden, teils an den Eihüllen, teils an Fäden, die ich beim Fehlen der Hüllen den Tieren zum Anklammern in die Schale gelegt hatte.

Das Häuten dieser Gruppe wurde besonders registriert. Es ist eigenartig, dass der Häutungsverlauf dieser Larven seinem Charakter nach zwischen den beiden andern Gruppen steht. Dies lässt die Vermutung zu, es könnte die Larvenhäutung durch das Liegen auf dem Gefässboden ungünstig beeinflusst werden, ohne dass ich diese Hypothese, die aus der Beobachtung des Verhaltens weniger Tiere gewonnen wurde, schärfer präzisieren möchte.

Für das eine Gelege von *Astacus torrentium*, das ich besass, konnte ich das Intervall Schlüpfen-Häuten nicht genau feststellen, da ich durch das Schlüpfen überrascht worden war und nur angeben kann, dass am 16. Juni 1937, vormittags 10 Uhr 35 noch keine, am 19. Juni vormittags 10 Uhr jedoch alle 34 Larven geschlüpft waren. Am 1. Juli erfolgte die Häutung der ersten Larve, am nächsten Tag häutete sich ein zweites Tier und an den folgenden Tagen waren es deren 6, 18, 6 und 2. Bestimme ich als mittleres Datum mit einem vermutlichen Maximum an Schlüpfungen den

17. Juni, so verstrichen bis zum 4. Juli, dem Tag mit den meisten Häutungen, 18 Tage, sodass ich sagen darf, dass unter meinen Zuchtbedingungen das Intervall Schlüpfen—Häuten für *Astacus torrentium* ungefähr gleichgross, vielleicht etwas grös-

Tabelle 10.



ser ist als bei *Astacus fluviatilis*. Es beträgt 17–19 Tage.

Zehnder (1935) gibt als Zeitpunkt der ersten Häutung den 10.—15. Tag nach dem Schlüpfen. Leider unterliess er anzugeben, ob die Beobachtungen sich auf *Astacus fluviatilis* oder *Astacus torrentium* beziehen, ausserdem fehlen präzise Temperaturkontrollen.

Die Eier der wenigen Gelege, die mir 1938 zur Verfügung standen, liess ich in gut durchwässerten Schalen liegen, um den Rest erst einige Tage, nachdem neben zahlreichen Fehlversuchen einzelne Schlüpfungen gelungen waren, aufzuhängen. Eine nachträgliche Wirkung dieser Aufhängung blieb aus. Dieser Versuch lehrte mich, dass die Aufhängung eine wesentliche Bedingung für das Schlüpfen darstellt, dass aber eine zeitliche Grenze existiert, nach welcher ein Schlüpfen überhaupt nicht mehr in Frage kommt.

Der Krebsembryo ist demnach während einer auf wenige Tage beschränkten Zeit, die durch den Zeitpunkt der Eiablage und den Gesamtverlauf der Embryonalentwicklung bedingt ist, schlüpfbereit. Nach dieser Zeit kann er auch durch Verbesserung der äussern Bedingungen nicht mehr zum Schlüpfen kommen, selbst wenn dieses durch den Querriss in den Eihüllen eingeleitet wird.

Es hatte sich nämlich an sämtlichen Eiern, an einigen allerdings erst viele Tage nach dem mutmasslichen Schlüpftermin, ohne äussere Einwirkung ein Querriss gebildet. Jedoch konnte in keinem Fall, auch aus den aufgehängten Eiern nicht, eine Larve zum Schlüpfen kommen.

Das Schlüpfen fiel bei den beobachteten Gelegen auf den 30. Juni und den 1. Juli 1938. Die Larvenentwicklung verlief ohne auffällige Ereignisse; jedoch entdeckte ich bereits am 9. Juli in den Magenseitentaschen der Larven Gastrolithen, und am 10. und 11. Juli häuteten sich die Tiere zum ersten Mal, mit Ausnahme einer Larve, die bis zum 16. Juli noch keine Krebssteine gebildet hatte, dann aber doch zu häuten begann und einging. Auffällig an dieser Larve war die konstante Grösse des Dotterrestes, der bei den andern Tieren merklich abnahm.

Die Dauer der Larvenperiode betrug für die wenigen beobachteten Tiere 10—12 Tage (Tab. 11). Die Zuchtanordnung, die Bewässerung und die Aufstellung der Schalen waren während der Embryonalperiode die gleichen wie im Vorjahr. Unmittelbar vor dem Schlüpfen

wurde die ganze Anlage nach Riehen disloziert. In der Folge waren die Aussenbedingungen vollständig verändert. Die Schalen wurden im tiefen Halbdunkel einer Kiste im Treppenschacht vor dem Waschhaus gehalten, und das Wasser hatte eine andere chemische Zusammensetzung als dasjenige in der Zoologischen Anstalt.

Die verschiedenen, in der Literatur gefundenen Angaben über Larvenperioden von 6—20 Tagen können sehr wohl nebeneinander bestehen, denn die beobachteten Tiere standen unter den verschiedensten Aussenbedingungen.

KAPITEL IV

—

POSTLARVALE ENTWICKLUNG.

1. Die Periode zwischen der ersten und zweiten post-embryonalen Häutung.

a) *Dotterrest.*

Mit der ersten postembryonalen Häutung verschwinden die typischen Larvenmerkmale; jedoch unterscheidet sich das gehäutete Jungtier vom adulten Krebs, abgesehen von den Proportionen, immer noch durch das Fehlen einiger Organe. Es fehlen die Anhänge des ersten und sechsten Abdominalsegmentes und die äussern Geschlechtsöffnungen. Vor allem aber hat sich der Schwanzfächer noch nicht gebildet, jedoch trägt die runde Telsonplatte statt der Stacheln gefiederte Borsten.

Die äusseren Veränderungen des gehäuteten Krebschens gegenüber der Larve hat Zehnder (1935) so ausführlich beschrieben, dass ich auf seine Darstellung verweisen und mich auf ergänzende oder gegensätzliche Mitteilungen beschränken kann. (Vergl. auch Fig. 7.)

Zehnder gibt an, dass die erste Häutung zeitlich mit dem Verschwinden des Dotterrestes zusammenfällt. Es ist evident, wie der Dotter während der Häutung stark abgebaut wird und das gehäutete Tier in der Mehrzahl der Fälle keinen Dotterrest mehr aufweist. Ich hatte am 11. August 1937, vier Tage nach dem Beginn der Häutung in den beobachteten Gelegen 26 Tiere gefunden, die noch einen gut wahrnehmbaren, teilweise sogar grossen Dotterrest aufwiesen. 1938 waren es alle sieben gehäuteten Tiere, die einen paarigen Dotterrest behalten hatten. Ich habe in den beiden Jahren das Verschwinden dieser Dotterreste beobachtet; die Beobachtungen des Jahres 1938 sind in Tabelle 11 zusammengestellt. Der obere Teil jedes Doppelstriches markiert das Vor-

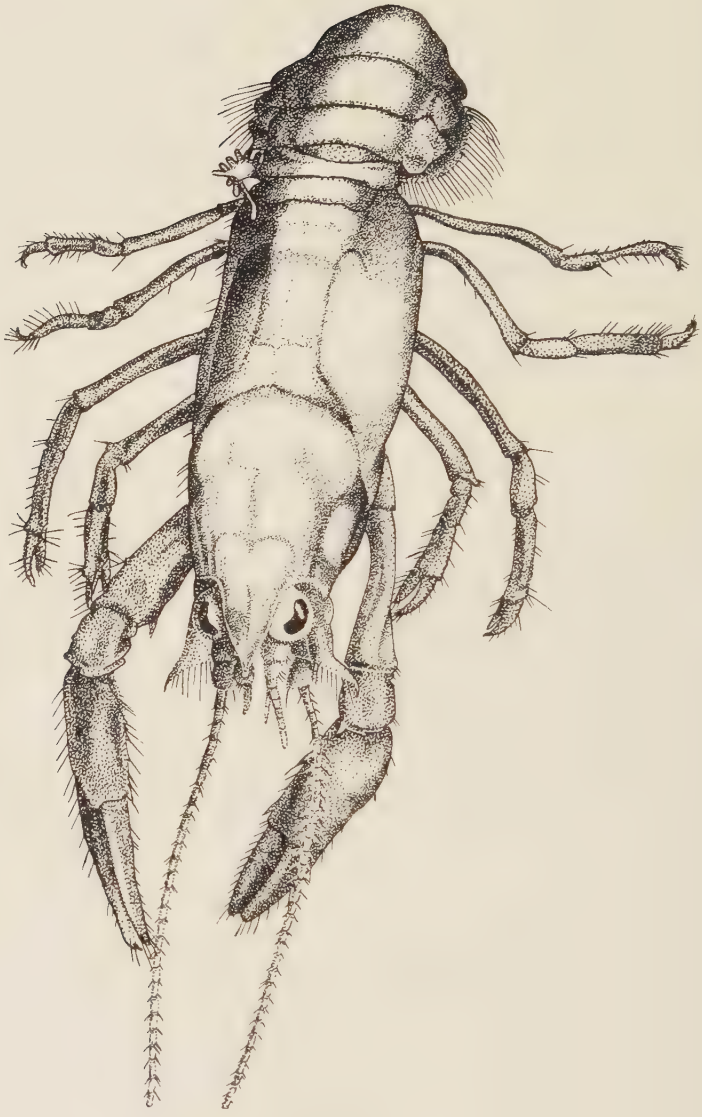
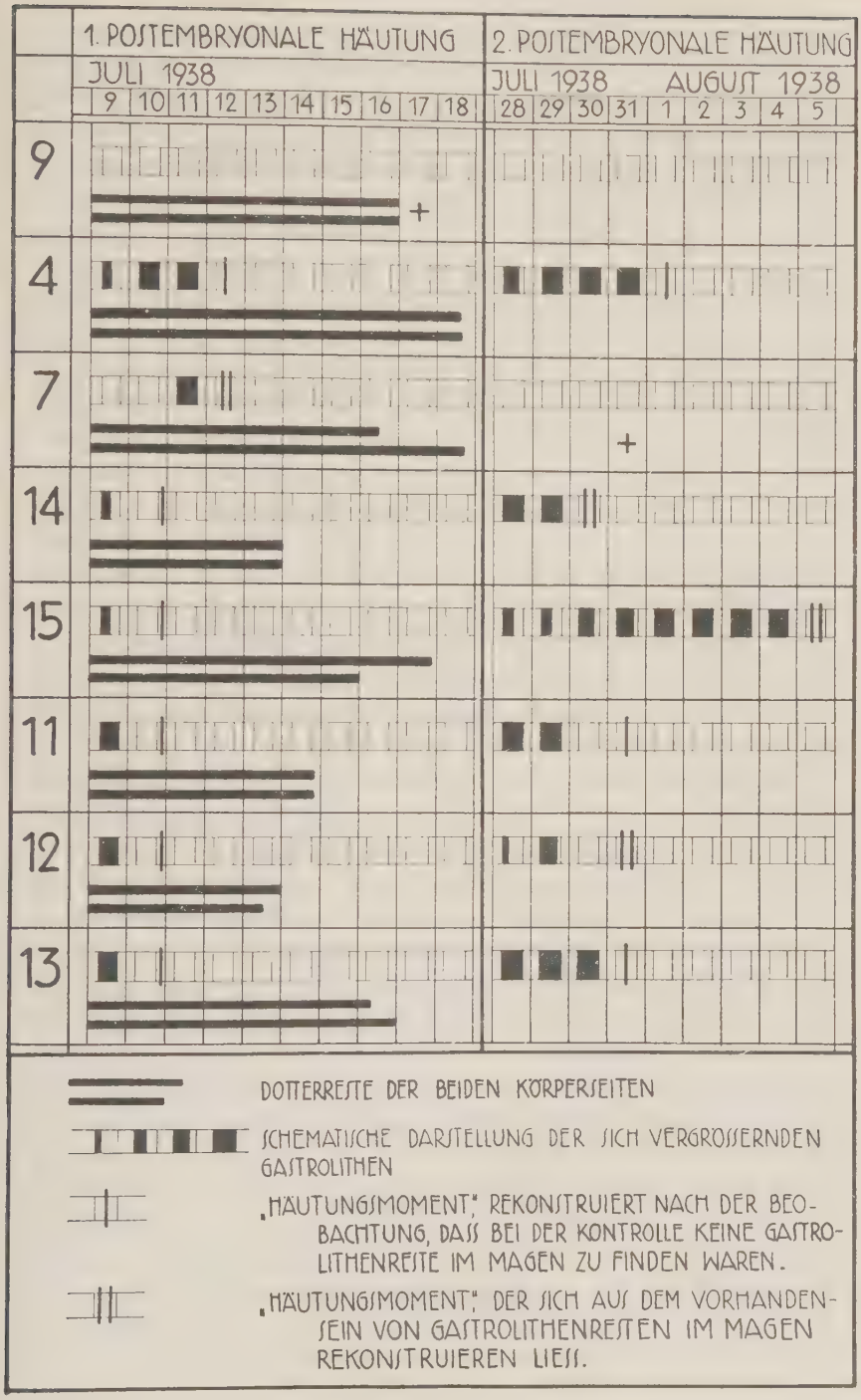


FIG. 7.

Jungtier von *Astacus torrentium*, ca. 20 Tage alt, 3 Tage nach der ersten postembryonalen Häutung.

Die Skulpturen des Cephalothorax sind arttypisch. Der Epipodit des hintersten Gehbeines der rechten Körperseite ragt, wie dies nach der ersten Häutung häufig der Fall ist, unter dem Rückenschild hervor.

Tabelle 11.


1. POSTEMBRYONALE HÄUTUNG
JULI 1938
9 10 11 12 13 14 15 16 17 18
2. POSTEMBRYONALE HÄUTUNG
JULI 1938 AUGUST 1938
28 29 30 31 1 2 3 4 5
9
4
7
14
15
11
12
13
DOTTERRESTE DER BEIDEN KÖRPERSEITEN
SCHEMATISCHE DARSTELLUNG DER SICH VERGRÖSSERNDEN GASTROLITHEN
„HÄUTUNGSMOMENT," REKONSTRUIERT NACH DER BEOBACHTUNG, DASS BEI DER KONTROLLE KEINE GASTROLITHENRESTE IM MAGEN ZU FINDEN WAREN.
„HÄUTUNGSMOMENT," DER SICH AUS DEM VORHANDENSEIN VON GASTROLITHENRESTEN IM MAGEN REKONSTRUIEREN LIESS.

handensein eines Dotterrestes auf der rechten Körperseite des Krebses, der untere dasjenige auf der linken. Die Rechtecke geben das Auftreten und Verschwinden der Gastrolithen wieder, soweit ich es beobachten konnte; die Grösse gibt schematisch die Zunahme der Grösse der Magensteine. Die senkrechten Striche und Doppelstriche zeigen den Zeitpunkt der Häutung an.

Bis zur ersten postembryonalen Häutung besitzen alle Tiere einen Ueberrest an Nahrungsdotter. In der Mehrzahl der Fälle verschwindet er während der Häutung; jedoch wird er häufig erst in der postlarven Lebensphase endgültig abgebaut. Dieser Abbau geht nicht immer auf beiden Körperseiten symmetrisch vor sich, so dass gegen Ende dieser Periode manchmal nur noch ein einseitiger Dotterrest sichtbar bleibt. Ich habe 1937 zwei Tiere beobachtet, deren Dotterrest erst am 10. Tag nach der ersten Häutung verschwand. Gemessen an der Häufigkeit des Vorkommens solcher Dotterreste nach der Häutung nehme ich an, dass es sich in den beobachteten Fällen um einen normalen Befund und nicht um die Anzeichen irgend welcher Abnormität handelt.

Ich habe zu verschiedenen Malen im Ablauf der Embryonal- und Postembryonalentwicklung ausgeprägte und auffällige Asymmetrien in der Organbildung oder in der Lagerung von Extremitäten beobachten können. Die Anlage der Mitteldarmdrüse manifestiert sich, von aussen sichtbar, zuerst durch eine hellgelb bis orange gefärbte Leiste am hintern Dotterrand zu beiden Seiten des Herzens. Ich hatte nun mehrfach Embryonen beobachtet, deren Anlagen der Mitteldarmdrüse auf der einen Körperseite den beschriebenen Ausbildungsgrad erreicht hatte, während auf der andern Seite bereits mehrere und deutliche Säckchen ausgebildet waren, was einer Entwicklungsdifferenz von mehreren Tagen gleichkommt.

Kurze Zeit vor dem Schlüpfen beginnen sich die Spitzen der grossen Scheren zwischen die Augen des Embryos einzuschieben; dabei geschieht es oft, dass die Spitzen der einen Schere zwischen den Augen eingebettet liegt, während die andere sich quer hinter den Augen anschmiegt.

Endlich ist es die letzte Phase des Dotterabbaus vor, während und nach der Larvenhäutung, die für beide Körperseiten ungleich ablaufen kann, sodass während des starken Abbaues im Verlaufe der Häutung der braune Dotter auf der einen Seite verschwand, auf der andern aber in einer grössern Masse noch vorhanden blieb. Manchmal treten die Differenzen erst in den allerletzten Tagen des Abbaues in Erscheinung.

b) *Gastrolithen.*

Die Bildung und das Verschwinden der Gastrolithen hat die Biologen, die sich mit Flusskrebsstudien abgaben, seit je beschäftigt.

Bereits Geoffroy le jeune (1709) hatte das zeitliche Zusammenfallen von Krebssteinbildung und Häutung festgestellt, einen direkten Zusammenhang der beiden Ereignisse jedoch abgelehnt. Immerhin war ihm aufgefallen, dass die Gastrolithen samt der abgestossenen Magencuticula dem während der „Mauser" kranken Krebs zur Nahrung dienten. Roesel (1755) bestritt einen Zusammenhang mit der Häutung, musste aber zugeben, dass er über die Aufgaben dieser Gebilde keinerlei Angaben machen könne. Brand und Ratzeburg (1829-33) wollten sogar beobachtet haben, wie die Magensteine durch den Oesophag oder durch einen Riss in der äussern Magenwand und durch die Kiemenspalten aus dem Körper ausgetreten seien. K. E. von Baer (1834) hielt sie für Speichelsteine, zweifelte aber nicht daran, dass sie Kalkreservoire darstellen. Chantran (1874) beobachtete, dass die Steine nach der Häutung in den Magen gelangen und dort nicht nur aufgelöst, sondern auch zermahlen werden, was bei jungen Tieren 24—30, bei ältern aber 70—80 Stunden in Anspruch nimmt. Ausserdem hatte er festgestellt, dass die Bildung der Steine bei jungen Tieren 10, bei ältern jedoch 40 Tage vor der Häutung beginnt. Braun (1875) beobachtete, wie die Steine bei der Häutung ins Innere des Magens gelangen, wie sie, wie er vermutete, resorbiert werden und dem Blut einen Teil der Kalksalze zuführen, die es zur Imprägnation des neuen Panzers braucht. Diese Ansicht teilen auch Huxley (1881) und Vitzou (1882), der zweite stimmt mit Braun auch in der Auffassung überein, dass die Bildung der Gastrolithen analog der des Integumentes vor sich gehe, was durch Strukturuntersuchungen von Haeckel (1857) nachgewiesen werden konnte. Herrick (1911) war jedoch der Ansicht, dass die Krebssteine reine Exkrete seien.

Ringel (1924) konnte nachweisen, dass die Gastrolithen nicht die einzige Kalkreserve darstellen, sondern bei der Häutung auch einzelne Teile des Magens, die besonders starke Kalkeinlagerungen enthalten, mit den Steinen im Magen zurückbleiben, resorbiert werden und den ersten Kalk zur Härtung des Panzers liefern. Dabei scheint die Kalkeinlagerung in diesen Stückchen mit der Bildung der Krebssteine zuzunehmen, was durch eine Färbung angedeutet wird, indem diese Chitinleisten, wie die Gastrolithen eine bläuliche Färbung annehmen.

Meine eigenen Beobachtungen über das Auftreten der Krebssteine vor der ersten und zweiten Häutung sind in Tabelle 11 dargestellt. Den Beginn der Gastrolithenentwicklung konnte ich in den beiden Jahren nicht feststellen, denn die weisslich durchschimmernden Steine sind in den ersten Stadien ihrer Entwicklung bei Beobachtung von oben, an lebenden Tieren, die nicht zu stark gestört und vor allem nicht durch Pinzetten verletzt werden sollen, erst zu sehen, wenn sie sich im Durchmesser dem Durchmesser der Augenkalotte nähern und bereits eine gewisse Dicke erreicht haben. Den in dieser Tabelle dargestellten Kontrollen füge ich noch eine Einzelbeobachtung aus dem Jahre 1932 bei, wo ich an Larven, die zwischen dem 20. und 30. Juli geschlüpft waren, und die ich am 4. August 09.00 Uhr beim Häuten beobachten konnte, am 30. Juli 10.00 Uhr dünne und opake Gastrolithen feststellte.

Wie die Tabelle zeigt, habe ich am hungernden Jungtier No. 15 bereits 9 Tage vor der Häutung Gastrolithen beobachtet, die eine Grösse aufwiesen, die vermutlich höchstens in 1—2 Tagen erreicht werden konnte. Andrerseits scheint mir das regelmässig gefütterte Tier No. 12 ein Extremfall zu sein für eine rasche Gastrolithenbildung in 3—4 Tagen.

Zusammenfassend stelle ich fest, dass für die Bildung der Gastrolithen vor der ersten und zweiten postembryonalen Häutung mehrere Tage benötigt werden; meine Beobachtungen lassen vermuten, dass sich die Magensteine bei den beobachteten Tieren 4—10 Tage vor der Häutung zu bilden begannen.

Besondere Beobachtung verdienten die hungernden Tiere

No. 7 und No. 15. Das zuerst genannte Krebschen blieb nach der Häutung ohne Futter und hatte bis zu seinem Tode, am 31. August 1938, noch keine Gastrolithen gebildet, während seine gefütterten Geschwister sich bereits zum zweiten Mal häuteten. Das zweitgenannte Tier habe ich auch nicht gefüttert; jedoch konnte ich am 25. Juli Nahrung im Magen erkennen und am 26. Juli war der Enddarm des Tieres gefüllt. Vermutlich hatte das Krebschen eine Insektenlarve erbeuten können, die ins Gefäss gefallen war. Am 4. August schien sich sein Gesundheitszustand zu verschlechtern und ich fütterte ihm Tubifex. Aus Tabelle 11 ist ersichtlich, wie sich nur sehr langsam Gastrolithen ausgebildet hatten, die nun unter der Wirkung der aufgenommenen Nahrung zur vollen Grösse gelangten, sodass sich das Krebschen in der auf die Fütterung folgenden Nacht häutete. Ob die Bildung der Karbonate und Phosphate der Gastrolithen vorwiegend durch das Fehlen von Nahrung verhindert, bezw. verzögert wurde, kann ich nicht feststellen, jedenfalls scheint aber der Futtermangel eine Stoffwechselstörung zur Folge gehabt zu haben, die eine Gastrolithenbildung verhinderte.

Den Abbau der Gastrolithen habe ich mehrfach beobachtet. Er ist sowohl bei der ersten, als auch bei der zweiten postembryonalen Häutung in den ersten 24 Stunden nach der Häutung vollzogen. Meist treten die Gastrolithen unmittelbar nach der Häutung in den Cardiateil des Magens aus, nehmen dort an Grösse ab und verfärben sich auffällig bis zu einem orangegelben Farbton. Während Lebendbeobachtungen und auf Schnitten konnte ich feststellen, dass die Steine manchmal auch noch kurze Zeit nach der Häutung in den Seitentaschen stecken. Nach dem Austritt sind sie im Magen frei beweglich, nähern sich aber unter ständiger Grössenabnahme den Zahnleisten. Nach ihrem Verschwinden deutete orangerotes Pigment in den Faeces auf den Eintritt ihrer Ueberreste in den Enddarm (Beobachtungen 1937). Im Jahre 1938 konnte ich diese letzte Beobachtung an zahlenmässig geringem Material nicht bestätigen.

Bei dieser Gelegenheit verdient noch eine weitere Beobachtung unsere Aufmerksamkeit. Ich habe bei einer grossen Zahl von ersten postembryonalen Häutungen festgestellt, dass die abgestossene

Hülle von den frisch gehäuteten Tieren gefressen wird und habe diese Beobachtungen an Schnitten bestätigen können, in denen das Magenlumen von den Ueberresten der gefressenen Cuticula erfüllt war. Bei der zweiten postembryonalen Häutung konnte ich die abgestossene Hülle in allen beobachteten Fällen auch noch mehrere Tage nach der Häutung in der Zuchtschale finden; sie wurde nie gefressen.

Ich bringe diese Tatsache mit dem Kalkhaushalt des sich häutenden Tieres in Zusammenhang. Bei der ersten Häutung, vor der eine aktive Nahrungsaufnahme fehlt, müssen alle verwendbaren Stoffe zum raschen Ersatz des Härtungsmateriales herangezogen werden, so auch die Kalkeinlagerungen der larvalen Cuticula. Bei der zweiten Häutung jedoch scheint der Krebs über genügend Reserven in den Gastrolithen, in den verkalkten Magenteilen und im Blut zu verfügen. Vielleicht aber konnten die Kalkablagerungen vor der zweiten Häutung in lösliche Bikarbonate und Biphosphate abgebaut werden, wozu der larvale Organismus noch unfähig sein könnte.

Ein genaueres Studium der Jonengleichgewichte im gehäuteten erwachsenen Krebskörper lehrt, dass der Organismus Verhältnisse zu schaffen in der Lage ist, die den optimalen Bedingungen für die Kalkablagerungen im physikalisch-chemischen Experiment gleich sind. Der Gehalt des Blutes an gelösten Calciumbikarbonaten und Calciumbiphosphaten nimmt während des Abbaues des alten Panzers stark zu. Gleichzeitig geht eine Erhöhung des pH des Blutes vor sich, die die Ausfällung von unlöslichem Calciumkarbonat und Calciumphosphat zur Folge hat. (Bohn 1898, T. und W. Parsons 1923, Robinson 1924, Damboviceanu 1932, Drilhon 1933, Elmhirst 1934. Zusammenfassende Uebersicht bei Fage 1935).

c) *Pigmente und Chromatophoren.*

In der postlarvalen Phase der Entwicklung habe ich im Jahre 1938 regelmässig die Verteilung und den Zustand der Chromatophoren beobachtet. Anlass dazu gaben Eindrücke, die ich von der Färbung verschiedener Tiere aus verschiedenen Gelegen des Jahres 1937 erhalten hatte.

Die Tiere jedes einzelnen Geleges hatten eine Gesamtfärbung, die für das Gelege typisch war und von der die

Färbung des Einzelindividuums nur wenig abwich. Immerhin waren innerhalb eines Geleges trotz gleicher Licht- und Futterbedingungen Schwankungen möglich. Diese Farbdifferenzen mussten auf Sorte, Anzahl, Verteilung und Zustand der Pigmente und der Chromatophoren zurückzuführen sein. Ich hatte bei meinen Beobachtungen, die nur mit schwachen Binokularvergrösserungen gemacht wurden, drei verschiedene Pigmente beobachtet; ein rotes in Chromatophoren, die in kleiner Zahl in der letzten Phase der Embryonalentwicklung im Embryo auftreten, ein blaues Körnerpigment, das unmittelbar nach dem Schlüpfen der Larven in Erscheinung tritt und die roten Chromatophoren meist hofartig umgibt, jedoch auch gleichmässig verteilt auf der Ventralseite der Larve und des Jungkrebses beobachtet werden kann; endlich erscheinen einige Tage nach der ersten postembryonalen Häutung weisse Chromatophoren.

Schon 1937 hielt ich eine Anzahl von Tieren eines „normalgefärbten" Geleges während einiger Zeit in Dunkelheit. In der ersten, nach zwei Tagen vorgenommenen Kontrolle stellte ich fest, dass die Larven eine blaue Farbe angenommen hatten. Nach 14 Tagen brachte ich einen Teil dieser blauen Tiere, die sich mittlerweile gehäutet hatten, wieder unter die Lichtbedingungen der ganzen Zucht, wobei nach der nächsten Kontrolle, nach 4 Tagen, die Blaufärbung bis auf Reste in den Kopfpartien und auf der Ventralseite des Körpers verschwunden war.

Im Jahre 1938 hielt ich die Eier eines Geleges schon zwei Monate vor dem Schlüpfen im Dunkeln und stellte an den geschlüpften Larven eine vermehrte Blaufärbung gegenüber den Larven anderer Gelege fest, die bis unmittelbar vor der zweiten Häutung anhielt. Leider blieben nur drei Larven dieses Geleges am Leben, von denen zwei (No. 12 und No. 13) eine übereinstimmende blaue Färbung aufwiesen, während die dritte wohl stärker blau als die Larven anderer Zuchten, aber stärker rot als ihre Geschwister gefärbt war. No. 12 wurde weiterhin im Dunkel der Kiste gehalten, No. 13 hingegen vor der Kiste am Tageslicht (Vergl. S. 436). Während 14 Tagen, d.h. bis zur zweiten Häutung, konnte ich zwischen den beiden Tieren keinerlei wesentlichen Färbungsunterschied feststellen. Parallel zu diesen Beobachtungen lief die Kontrolle des schon erwähnten Hungerversuches (S. 443) und

dabei machte ich die auffällige Beobachtung, dass die hungernden Tiere blass wurden, weil sich die roten Pigmente ihrer Chromatophoren auch nicht mehr expandierten, wenn sie ans Licht gebracht wurden. Ebenso waren die blauen Pigmenthöfe und die roten Chromatophoren nicht mehr so intensiv gefärbt, vielleicht sogar ärmer an Körnern geworden. Diese letzte Beobachtung deckt sich

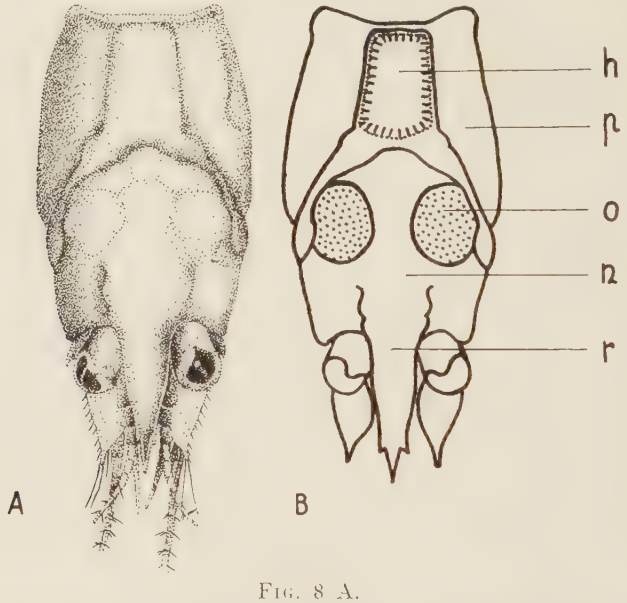


Fig. 8 A.

Dorsalansicht des Carapax eines Jungtieres von *Astacus fluviatilis* im Alter von 25 Tagen, 9 Tage nach der ersten und 6 Tage vor der zweiten postembryonalen Häutung. Die Skulpturen sind arttypisch (vergl. Fig. 7).

Fig. 8 B.

Schema zu Fig. 7 A, das die einzelnen Chromatophorenbezirke erkennen lässt. *h* = Herzplatte, *n* = Nackenschild, *o* = ovale Gebiete, *p* = Pleuren, *r* = Rostrum.

mit den Angaben von Fuchs (1913, im Handbuch der vergleichenden Physiologie).

Bei genauerer Betrachtung unter dem Binokular konnte ich die verschiedene Gestalt der Chromatophoren erkennen und machte die Feststellung, dass der Ausdehnungszustand der Chromatophoren in Thorax und Abdomen meist verschieden ist. Jedoch genügt eine gesonderte Beschreibung dieser beiden

Körperregionen zur Charakterisierung der Färbung nicht; denn innerhalb des Carapax entdeckte ich Regionen, in denen die Chromatophoren mehr oder weniger übereinstimmend reagierten, jedoch anders als in andern Regionen. In Fig. 8 A ist der Carapax eines jungen *Astacus fluviatilis* nach der ersten Häutung dargestellt. Fig. 8 B gibt dieselbe Ansicht schematisch wieder, jedoch mit der Markierung der Bezirke mit gleicher Chromatophorenreaktion. Dabei habe ich nur die roten Chromatophoren berücksichtigt und nur die wichtigsten und grössten Sammelgebiete eingezeichnet; bei schärferer Beobachtung lassen sich einzelne von ihnen noch weiter zerlegen; so habe ich öfters beobachtet, dass die Chromatophoren im Gebiet, das ich mit Nackenschild bezeichne, sehr verschiedene Ausdehnung zeigen. Vor allem sind die Partien gegen das Rostrum und gegen die Seitenflächen hin mit Chromatophoren besetzt, die stärker ausgedehnt sind als die mehr zentral und median gelegenen.

Es wäre wohl interessant gewesen, das Verhalten der verschiedenen Regionen, bezw. der darin enthaltenen Chromatophoren und Pigmente unter den verschiedenartigsten Einflüssen zu studieren; ich musste mich jedoch auf die Beobachtung der Pigmentbewegung bei den regelmässig durchgeführten allgemeinen Kontrollen beschränken, vor allem auch deshalb, weil die wenigen Versuchstiere andern Zwecken dienen mussten.

Die Voraussetzung, dass die von Keeble und Gamble (1903) entdeckten Chromatophorenzentren mit morphologischer und reizphysiologischer Einheitlichkeit an jungen Tieren besser wahrnehmbar sein mussten als an adulten, führte mich zu einer regelmässigen und eingehenden Beobachtung der Pigmentverschiebungen.

Die äussern Umstände dieser Beobachtungen waren die folgenden: die Krebschen wurden aus ihrer mit Sand belegten Glasschale möglichst rasch in eine kleine Porzellanschale gebracht, in der sie während der ganzen Dauer der Beobachtung verblieben.

Ausnahmsweise wurden sie für 1—2 Minuten zur Beobachtung der weissen Chromatophoren und zur Kontrolle der Gastrolithen in eine schwarze Schale gebracht. An heissen Tagen stellte ich die kleinen Schälchen, die gerade einem einzigen Krebschen Raum boten, in den lichten Schatten der Zuchtgefässe; ausserdem erneuerte ich während der Beobachtung das Wasser regelmässig. Um

rasch und knapp meinen Eindruck von der Gestalt der Chromatophoren fixieren zu können, beurteilte ich nach einer Skala mit 5 Werten. Mit 0 bezeichnete ich den Zustand der maximalen Pigmentretraktion, mit 1 den der maximalen Dilatation, die Zwischenstufen 1/4, 1/2 und 3/4 schätzte ich ab. Die Skala von Menke (1911) gibt zweifellos genauere Resultate, nicht nur weil sie über mehr Stufen verfügt, sondern weil die Zuordnung einer Nummer zur beobachteten Chromatophorengestalt an Hand einer Zeichnung sicherer vorgenommen werden kann; jedoch konnte ich diese Methode aus Zeitgründen nicht gebrauchen; denn bis ich nur innerhalb einer Zone die verschiedenen Formen einigermassen sicher eingeschätzt gehabt hätte, wären in den übrigen Körperregionen bereits Veränderungen vor sich gegangen, die das an sich schon sehr schwer zu charakterisierende Farbbild gefälscht hätten.

Im Verlauf der Beobachtungen musste ich allerdings feststellen, dass ich mit meiner Skala (und auch mit der Menkes) gewisse Charaktere der Chromatophorenform nicht festhalten konnte. Bei stärkster Retraktion der Pigmente werden die Chromatophoren des Nackenschildes punktförmig, diejenigen des Abdomens jedoch nicht; sie erreichen eine Form, die nach meiner Skala mit 1/4 bezeichnet werden musste. Die roten Chromatophoren der ovalen Platten wiederum haben bei stärkster Retraktion ein Aussehen, das von denen des Nackenschildes, als auch von denen des Abdomens verschieden ist. Dasselbe gilt auch für die Gestalt der roten Chromatophoren bei grösstmöglichster Dilatation der Pigmente. Die ovalen Platten weisen ein feinmaschiges und gleichmässiges Farbnetz auf, während die Maximalausdehnung der abdominalen Chromatophoren einer stark verzweigten 3/4-Gestalt im Nackenschild entspricht. Auf Grund dieser Beobachtungen scheint mir die Existenz verschiedener anatomischer Baupläne der Chromatophoren möglich (Keeble und Gamble 1903 — diese beiden englischen Autoren haben ihre Resultate vorwiegend bei Untersuchungen an Schizopoden gewonnen).

In den Tabellen 12 und 13 habe ich einige Ausschnitte aus meinen Beobachtungen zusammengestellt. Tabelle 12 zeigt die Pigmentbewegung an 25—30 Tage alten Jungkrebsen, 9—16 Tage nach der ersten postembryonalen Häutung. Die Tiere No. 11, 12 und 13 stammen aus einem Gelege; es war von ihnen bereits die Rede

Datum	13						12						11						14					
	Zeit	Nacken	Herz	Pleura	ovale	weisse Chrom.	Zeit	Nacken	Herz	Pleura	ovale	weisse Chrom.	Zeit	Nacken	Herz	Pleura	ovale	weisse Chrom.	Zeit	Nacken	Herz	Pleura	ovale	weisse Chrom.
25.VII.38	17.00			½-¾			17.30	1		¾			17.50			1		1	18.00	¼		1		½
							17.57	¾-1				1	17.53			¾			18.08	0-¼		¼		½
													18.19			¾		1	18.20	¼		¼-½		½-¾
																			18.30	¼		¼-½		½-¾
26.VII.38	16.00	¼-½		¾		1	16.13	1		1			17.00			¾-1		¼	16.47			1		¾
	16.20			¾		1	16.29			¾		1	17.20			¾		¼	17.11			¼-1		¾-1
	16.40			¾		1	16.42	¾	¾	1	1	¾-1												
27.VII.38							22.15			½		½												
							22.32			½		½												
							23.16	¼	¼	¼	0	½												
								am hellen Licht:																
								¾	1	1	1	¾												
28.VII.38	10.06			¾		1	10.45	1	1	1	1		10.27			1			11.10	¾	¾	1	1	¾-1
	10.11	0-½	½	½	½	½-¾	10.57			¼									11.15	½	¾	¾	¾	
	10.20	¼	½-¾	¾			11.03			0									11.25	0	0	0	0	
29.VII.38	10.26			1			11.25			1			11.15			1			11.29			1		
	10.29	½	½	¾	½		11.29	¾	¾	1	1		11.25	¾		1			11.40	½		¾		
	10.36	¼	½	¾	½		11.34	1	1	1	1								11.45	½-¾	¾	¾	¾	
	10.45	½-¾	¾	¾	¾																			
		Häutung						Häutung						Häutung						Häutung				
31.VII.38	17.30	1	¾	¾-1									17.50			1								
	17.43	geringe Kontraktion											17.58			¾		¼						

(S. 445). No. 14 gehörte in ein anderes Gelege und zeichnete sich durch kräftige Färbung aus. No. 13 war am Tageslicht gehalten worden (vergl. S. 436), die übrigen Tiere in Dunkelheit.

Tabelle 12 lehrt, dass bei allen Tagbeobachtungen die roten Pigmente der aus dem tiefen Halbdunkel geholten Krebschen stark bis maximal dilatiert waren und im Verlaufe der Beobachtung, d. h. unter dem Einfluss des weissen Porzellanuntergrundes der Schale und des hellen Sonnen- bis milden und diffusen Tageslichtes retrahiert wurden. Eine genauere Kontrolle der in der Tabelle protokollierten Beobachtungen zeigt, dass die Veränderungen schon nach wenigen Minuten sehr beträchtlich sein können. Die in der Tabelle enthaltenen ersten Zeitangaben beziehen sich auf den Beginn der Beobachtungen, die am Anfang einer Beobachtungsserie unmittelbar auf die Entnahme des Krebses aus dem Zuchtgefäss und das Einsetzen in ein Porzellanschälchen erfolgte. Die zweite und dritte Zeitangabe einer Beobachtungsreihe geben wiederum den Beginn der Beobachtung an; in der Zwischenzeit blieben die Krebschen am Tageslicht stehen oder wurden ausnahmsweise zu einer weitern Kontrolle für Bruchteile einer Minute, selten für 1—2 Minuten in eine schwarze Glasschale und dann wieder zurück in das Porzellanschälchen gebracht.

Die mannigfachen Differenzen im Verhalten der Pigmente innerhalb ein und derselben Chromatophorengruppe konnten trotz der Aufteilung der Beobachtungen nach Körpergebieten (Nacken, Herz, Pleuren, ovale Gebiete, vergl. Fig. 8 B) nicht wiedergegeben werden.

Ebenso ist das Verhalten der weissen Chromatophoren im Vergleich zu dem der roten nur einigermassen zu erkennen beim Krebs No. 14. Die Beobachtungen, die ich mit genügender Schärfe nur auf schwarzem Untergrund habe vornehmen können, musste ich auf ein Minimum beschränken, um durch den veränderten Untergrund die Bewegungen der roten und der blauen Pigmente nicht allzu sehr einzuschränken.

Dass das Verhalten der Chromatophoren bei Nacht anders ist, als bei Tag, zeigt die Beobachtung vom 27. Juli 1938. Die Nachtfärbung ist bei *Astacus fluviatilis*, wie bei andern Formen, durch eine starke Retraktion der roten Pigmente und das Auftreten grosser blauer Körnerhöfe um die roten Chromatophoren charakterisiert.

TABELLE 13.

Datum	Zeit	15						Zeit	4					
		Nacken	Herz	Pleura	ovale	Abdomen	weisse Chromatophoren		Nacken	Herz	Pleura	ovale	Abdomen	weisse Chromatophoren
25.VII.38	18.25 18.51	0-¼ 0	¼-½ 0	¼-½ 0	¼-½ 0	½-¾ ¼	1 1	17.55	1 ¾-1	¾ ¾	¾ ¾	¾ ¾	¾ ¾	½ ½
26.VII.38	16.53 17.18	¼ 0	¼ 0	½ 0	 0	½ ¼	¾-1 1	16.25 16.50	1 1	¾-1 1	¾-1 1	1 1	¾ ¾-1	¼-½ ½
28.VII.38	11.17 11.20 11.23 11.30	½ ¼ 0 0	½ ¼ 0 ¼	¾ ¼ 0 ¼	 0 ¼	¾ ½ 0-¼ ½		11.28	1	1	1	1		¾
29.VII.38	11.47	¾	¾	¾	¾	¾		11.29 11.40 11.45	1 ½ ½-¾	1 ¾ ¾	1 ¾ ¾	1 ¾ ¾	1 ¾ ¾	
31.VII.38	18.31	¼	¼	½	½	½		18.39 18.46	1 1	1 1	1 1	1 1	1 1	¼ ¼
1.VIII.38	18.54	¼ 0	¼ 0	¼ 0	¼ 0	½ 0	¾	19.01	1 Häutung	1	1	1	1	
8.VIII.38	17.35	0-¼	0-¼	0-¼	0-¼	¼-½			¼-½	¼-½	¼-½	¼-½	1	
10.VIII.38	16.40 16.50 17.25 17.43	0 0 ½ ¼	0 0 ¼ ¼	0 0 ½ ¼	0 0 ¼	½ 0 ¾ ¼	 1 1	16.44 16.51 17.26	1 ¼ 1	1 ¼ 1	1 ¼ 1	1 ¼ 1	¼ ¼ 1	½-1 ½-1 ¼-¾
13.VIII.38	17.23 17.40 17.56	0 1 0	0 1 0	0 1 0	0 1 0	½ 1	1	17.32 17.55	¾ ¼	¾ ¼	1 ¼	1 ½	1 ¾	½-¾ ½-1

Wenn Fuchs (1913) angibt, dass die Tag- und Nachtfärbung bei *Astacus* im Gegensatz zu den untersuchten Schizopoden (Keeble und Gamble 1903) nur sehr schwach angedeutet sei, so ist die Gültigkeit dieser Aussage auf adulte Tiere zu beschränken.

Jungtiere der postlarvalen Stadien weisen eine ausgeprägte Tag- und Nachtperiodizität im Zustand der roten und blauen Pigmente auf.

Tabelle 13 gibt einen Vergleich des hungernden Tieres No. 15, das wegen seiner verzögerten Gastrolithenbildung bei der Besprechung der Tabelle 11 bereits aufgefallen war, mit dem Krebs No. 4, der gleichmässig gefüttert wurde und vorerst durch keinerlei Besonderheiten auffiel. Beide Tiere waren seit Anfang Juni im Dunkel der Kiste gehalten worden; die äussern Bedingungen dürfen, abgesehen von der Fütterung, als weitgehend übereinstimmend angenommen werden; die beiden Schalen standen unter dem Wasserverteilungsrohr nebeneinander. Der Gesamteindruck des Hungertieres war mehr und mehr transparent, blassgelb mit roten Tupfen (den Chromatophoren in maximaler Kontraktion). Blaues Pigment war nur in Spuren an den Basen der Gehbeine und in der vordersten Kopfregion zu finden.

Ohne Zweifel hing die gesamte Färbung von der Ernährung des Krebschens ab; denn auch das zweite Hungertier No. 7, das am 31. Juli 1938 eingegangen war, zeigte das gleiche Aussehen und entsprechende Pigmentverhältnisse. Das gefütterte Tier No. 4 war stark pigmentiert und nicht durchscheinend wie No. 15. Seine roten Chromatophoren waren vom 26. Juli 1938 an in einem bis dahin noch nicht beobachteten Zustand. Hatte ich bis dahin die einzelnen Aeste auch bei stärkster Dilatation genau verfolgen können, so waren sie nun nicht mehr zu erkennen, oft sogar nicht einmal mehr das Zentrum der Chromatophoren. Die extreme Dilatation aller roter Pigmente gab den Tieren zusammen mit der Undurchsichtigkeit des Körpers in diesem Zustande ein der Verteilung der roten Chromatophorengruppen entsprechendes, grobfleckiges, gelbrotes Aussehen.

Tabelle 13 gibt nun auch ein besseres Bild vom Verhalten der weissen Chromatophoren. Es ist auffallend, dass die Bewegung der Pigmente manchmal bei roten und weissen Chromatophoren über-

einstimmt, oft aber reziprok abläuft. Ich vermag noch keine Gründe für dieses verschiedenartige Verhalten anzugeben.

Zum Abschluss der Tabellenerläuterung sei noch erwähnt, dass das Fehlen von Zeitangaben in Tabelle 13 auf ein Fehlen dieser Angabe im Protokoll zurückzuführen ist. Aus einem Vergleich der Beobachtungszeiten der Tabellen 12 und 13 können die fehlenden Daten rekonstruiert werden; jedenfalls aber handelt es sich um Zeitpunkte, die nur um Minuten von den nächsten, protokollierten, verschieden sind.

Zu den Faktoren, von denen die Autoren bisher die Gesamtfärbung eines Krebses abhängig machten, kommen auf Grund meiner Beobachtungen einige neue hinzu. Bisherige Faktoren: Vorkommen, Sorte, Anzahl und Verteilung der Chromatophoren bezw. der Pigmentkörner. Als neue Variable ist einzuführen die Körperregion, da die Gesamtfärbung des Tieres auch abhängig ist vom Zustand der Pigmente innerhalb der verschiedenen, ungleich reagierenden Bezirke. Das Beispiel der Hungertiere lehrt, dass ein Komplex von Faktoren vorhanden sein muss, der die Transparenz, resp. Undurchsichtigkeit des Körpers verursacht, und ausserdem ist der Farbeindruck mitbestimmt durch die im Verlaufe der postlarvalen Periode aufgetretene diffuse Gelbfärbung, die vermutlich mit der fortschreitenden Oxydation des Chitins zusammenhängt. Endlich wäre auch die Frage zu prüfen, ob die Pigmente in konstanter Intensität vorhanden sind.

Von grösster Bedeutung aber für die Gesamtfärbung ist die Pigmentverteilung inner- und ausserhalb der Chromatophoren im Momente der Beobachtung. Sie ist abhängig vom Alter der Tiere, von der Jahresperiodizität der Pigmentverteilung, von der Tag- und Nachtperiodizität, ferner von der Umgebung des Tieres, vor allem vom Untergrund, von der Beleuchtung, speziell von der Intensität und der Wellenlänge des Lichtes, von der Temperatur des Wassers und von dessen chemisch-physikalischen Eigenschaften, von der psychischen Verfassung des Tieres und endlich von seinem Ernährungszustand.

Die Entdeckung der Tagesperiodizität durch Keeble und Gamble hat den Weg zu neuen Versuchsanordnungen gewiesen. Die Bedeutung des Futters hatte verschiedene

Forscher interessiert (Bate und Westwood 1868, Möbius 1873, Matzdorff 1883, Gamble 1910); jedoch hatten sie Beziehungen zwischen der Farbe des Futters und der Körperfarbe des Tieres gesucht; Pigmentbeobachtungen an Tieren in verschiedenem Ernährungszustand habe ich meines Wissens als erster durchgeführt. Die gefundenen Beziehungen beweisen die Notwendigkeit, in zukünftigen Versuchsanordnungen neben der Tagesperiodizität und der Wirkung des Untergrundes und der Beleuchtung vor allem auch auf den Ernährungszustand der Tiere Rücksicht zu nehmen.

d) *Grösse.*

In der Periode zwischen der ersten und der zweiten Häutung habe ich beinahe täglich Längenmessungen vorgenommen. Zu diesem Zweck brachte ich die Tiere in die schon beschriebenen kleinen, weissen Porzellanschalen und bestimmte Thorax- und Abdomenlänge mit einem Stechzirkel, dessen Oeffnung ich auf einem Masstab nach Millimetern genau bestimmen konnte, während ich Zehntelsmillimeter abschätzen musste. Die Abschätzungsfehler sind nach meinen Erfahrungen kleiner als die Fehler, die beim Einstellen der Zirkelöffnung auftraten. Die errechneten Mittelwerte sind das arithmetische Mittel aller Längenmessungen eines jeden Tieres, ohne jegliche Fehlerberechnung, die mir nicht gerechtfertigt erschiene.

In Tabelle 14 sind die Messungen übersichtlich zusammengestellt. Aus der relativen Konstanz der Werte schliesse ich, dass zwischen den beiden Häutungen kein Längenwachstum stattfindet; ebenso ist der Cephalothorax von der Rostrumspitze bis zum hintern Rand länger als das Abdomen von dieser Stelle bis zur Spitze der medianen Telsonstacheln.

Dass diese Grössenangaben nur einen relativen Wert für die Tiere und Bedingungen meiner Zucht haben, versteht sich nach meinen Darlegungen der Einflüsse der Aussenbedingungen auf die Entwicklung von selbst; ich habe sie dennoch in voller Ausführlichkeit gegeben, weil Messungen, die mit Bestimmtheit von Tieren dieses Stadiums stammten, bisher fehlten.

Tabelle 14.

Kontrollnummer	Datum des Schlüpfens	Datum der 2. Häutung	Längenmasse in mm.	1938 14.7	15.7	16.7	17.7	18.7	19.7	20.7	21.7	24.7	24.7	25.7	26.7	27.7	28.7	29.7	31.7	1.8	Mittelwerte
4	30 Juni od. 1. Juli	11./12. Juli	Thorax	5,4		5,2	5,3	5,2	5,5	5,7	5,2	5,5	5,3		5,3	5,3		5,4	5,4	×	5,36
			Abdom.	4,8		4,8	5,0	4,7	—	4,5	4,7	4,3	4,7		4,7	5,1		5,0	5,0		4,77
			Total	10,2		10,0	10,3	9,9	—	10,2	9,9	9,8	10,0		10,0	10,4		10,4	10,4		10,13
7	30. Juni od. 1. Juli	11./12. Juli	Thorax	5,5		6,2	5,8	5,6	5,4	5,4	5,1	5,6	5,7		5,5		5,8		5,5	+	5,59
			Abdom.	5,0		5,3	5,2	5,3	4,8	5,0	4,9	4,9	4,8		4,7		4,9		4,8		4,95
			Total	10,5		11,5	11,0	10,9	10,2	10,4	10,0	10,5	10,5		10,2		10,7		10,3		10,54
14	30. Juni od. 1. Juli	10./11. Juli	Thorax	5,4		5,5	5,3	5,6	5,3	5,7	5,3	5,6	5,3		5,4				5,8	×	5,49
			Abdom.	4,9		4,8	5,2	5,0	4,8	5,2	5,1	4,7	4,8		4,0				5,1		4,98
			Total	10,3		10,3	10,5	10,6	10,1	10,9	10,4	10,3	10,4		10,4				10,9		10,47
15	30. Juni od. 1. Juli	10./11. Juli	Thorax	5,7		5,8	5,5	5,6	5,7	5,3	5,3	5,5	5,3		5,5	5,2		5,2	5,2	5,1	5,6	5,43
			Abdom.	5,0		5,3	5,0	5,4	5,2	5,0	4,8	4,8	4,8		4,5	5,1		4,9	4,8	4,8	4,8	4,95
			Total	10,7		11,1	10,5	11,0	10,9	10,3	10,1	10,3	10,1		10,0	10,3		10,1	10,0	9,9	10,4	10,38
11	30. Juni	10./11. Juli	Thorax	5,7	5,6	6,0	5,7	5,6	5,7	5,8	5,6		5,5	5,7	5,5		5,5		5,2	×		5,62
			Abdom.	4,8	5,3	5,2	5,4	5,5	5,3	5,2	5,3		5,0	5,1	5,1		5,3		5,3			5,21
			Total	10,5	10,9	11,2	11,1	11,1	11,0	11,0	10,9		10,5	10,8	10,6		10,8		10,5			10,83
12	30. Juni	10./11. Juli	Thorax	5,7		5,5	5,6	5,5	5,8	5,4	5,2	5,7		5,4	5,4		5,3		5,5	×		5,50
			Abdom.	5,1		5,0	5,0	4,8	5,3	5,1	4,8	4,7		4,9	5,1		4,8		5,1			4,92
			Total	10,8		10,5	10,6	10,3	11,1	10,5	10,0	10,4		10,3	10,5		10,1		10,6			10,42
13	30. Juni	10./11. Juli	Thorax	5,7			5,8	5,8	5,5	5,8	5,8	5,6	5,4		5,7		5,5		5,6	×		5,65
			Abdom.	5,1			5,2	4,9	5,0	5,1	5,1	4,8	5,0		5,2		5,1		5,1			5,05
			Total	10,8			11,0	10,7	10,5	10,9	10,9	10,4	10,4		10,9		10,6		10,7			10,70

Für weiteres Zahlenmaterial verweise ich einerseits auf Dröscher (1906) und andrerseits auf die völlig abweichenden Beobachtungen und Messungen von Andrews (1907), der in seinen Aquarien mit Tieren der Gattungen *Astacus (leniusculus)* und *Cambarus (affinis)* neben Individuen, die sich entsprechend der bisher bekannten „Normen" entwickelten, solche besass, die durch ausserordentliches Wachstum auffielen und bereits nach vier Monaten geschlechtsreif waren, kopulierten und fortpflanzungsfähige Nachkommen hatten.

e) *Verhalten.*

In diesem Abschnitt werden vereinzelte und oft nur zufällige Beobachtungen zusammengestellt, die aber im Stande sind, die relativ komplizierten Reaktionen dieser Jungtiere aufzuzeigen.

Das Verhalten der Tiere konnte ich nur während der Messungen und Pigmentbeobachtungen feststellen, also in Zeiten stärkster Störung. Selbst in den kleinen Porzellanschalen, in die ich die Tiere jeweils brachte, blieben sie in ständiger Bewegung, so dass die Bestimmung der Länge oft sehr schwierig war. Setzte ich die Zirkelspitze unmittelbar hinter dem Thoraxrand leicht in der Medianen auf den ersten Abdominaltergiten auf, so kam es öfters zu einer kleinen Starre von kurzer Dauer, in welcher das Krebschen mit starr gestrecktem Körper reglos verharrte. Berührte ich aber zuerst das Rostrum, dann reagierten die Tiere durch Fluchtversuche, die in den kleinen Schälchen meist in einer Drehung um die Längsachse des Körpers bestanden. Drei bis fünf Mal entzogen sich die Jungkrebse in dieser Weise der Messung, dann aber griffen sie die Zirkelspitze mit beiden Scheren und bei steil aufgerichtetem Cephalothorax an.

Brachte ich die Tiere an helles Licht, dann gingen sie auf die Suche nach einem schattigen Ort. War der Raum, in dem sie sich bewegen konnten, eng begrenzt, dann bäumten sie sich in Intervallen von 10 bis 20 Sekunden steil auf. In den Zuchtgefässen hielten sie sich am liebsten unter den Aesten der Wasserpflanzen auf, da ihnen Verstecke fehlten.

War ein Jungkrebs bei Fluchtversuchen auf den Rücken zu liegen gekommen, dann konnte er seine Normallage auf drei

verschiedene Arten zurückerlangen. Zwei der Möglichkeiten hat schon VOELKEL (1919) beschrieben.

Entweder beugt der Krebs den ganzen Körper derart stark rückwärts, dass er nur noch auf den Scherenspitzen und den Stacheln des Schwanzfächers ruht. Dann kippt der Körper nach einer Seite und in diesem Moment versucht das Tier mit den Beinen der freien Seite in der Umgebung einen Halt zu finden, mit dessen Hilfe es sich aufrichten kann. Nach meinen Beobachtungen genügt das Kippen allein noch nicht, sondern es ist zum Ueberrollen ein Nach—vorn—strecken einer Schere und ein gleichzeitiges Anlegen der gleichseitigen Gehbeine an den Körper nötig. Im Moment des Kippens bezw. Ueberrollens erfolgt meist ein Abdomenschlag, der die Drehung sicher stellt. Oder aber die Drehung erfolgt nach starken Abdomenschlägen während des Schwimmens, wenn das Aufrichten nach der ersten Methode nicht gelang, oder dem Krebs beide Scheren fehlten. Diese beiden Methoden scheinen unter Berücksichtigung der angegebenen Modifikation bei jungen wie bei adulten Tieren zur Anwendung zu gelangen. In der Mehrzahl der beobachteten Fälle hatte sich aber der kleine Krebs mit Hilfe des vierten Gehbeinpaares vom Boden abgehoben, sodass er ausserdem nur noch durch die Scheren gestützt wurde. Fehlte ein Bein des vierten Paares, dann stützte das gleichseitige des fünften Paares an seiner Stelle. In dieser Lage zappelte das Tier während einer Weile, zog dann das stützende Bein leicht an, rollte nach einer Seite und kam durch einen Schwimmstoss in normale Lage.

Beobachtete ich die Krebschen bei Nacht unter einer starken Lichtquelle, dann versuchten sie wohl die dunkelste Stelle des runden Gefässes (Petrischale) zu finden, ohne aber die der Lampe genäherte Schalenseite zu meiden, oder sich von der Lichtquelle abzuwenden. Nach den Beobachtungen VOELKELS sind die erwachsenen Krebse negativ phototrop.

Während die Tiere, die den Sonnenstrahlen ausgesetzt waren, dauernd in ihrem Gefäss umherwanderten, jedoch sofort zur Ruhe kamen, wenn ich sie beschattete, konnte ich diese Reaktionen während der Beobachtungen bei künstlichem Licht nicht derart ausgeprägt feststellen. Ich habe am 27. Juli 1938 den Krebs Nr. 12 (vergl. Tab. 12) bei künstlichem Licht beobachtet. Seine über eine Stunde dauernde Wanderung in der Petrischale war nur durch Halte mit und ohne Aufbäumen unterbrochen, wobei ich

lediglich feststellen konnte, dass die Wegstrecken zwischen zwei Halten zu Beginn der Wanderung länger waren, als nach einer Stunde. Eine Beschränkung des Bewegungsraumes oder eine Beeinflussung der Marschrichtung, die durch die Lichtquelle hervorgerufen worden wäre, konnte ich nicht feststellen. Sowohl bei Tag, als auch in der Nacht, habe ich bei Krebschen, die einer starken Beleuchtung ausgesetzt waren, Streichbewegungen über die Seitenflächen des Cephalothorax und vor allem über die Augen beobachtet, die von den Endgliedern des zweiten oder dritten Gehbeinpaares, häufig auch von beiden gleichzeitig ausgeführt wurden. Oft habe ich auch beobachtet, wie die Tiere die Scheren stark einwinkelten und sich bald mit der einen, bald mit der andern an den Maxillipeden zu schaffen machten. Ich vermute, dass es sich dabei um eine Putzbewegung handelt, die aber vor allem durch Lichtreize ausgelöst zu werden schien.

2. Die zweite Häutung, Gastrolithen, Pigmentierung, Grösse, Verhalten.

Gegen Ende der ersten postlarvalen Periode treten im Nackenschild, vereinzelt auch in den Pleuren und auch schon in den Mittelpartien der ersten Tergite des Abdomens mehr weisse Chromatophoren auf, die Zehnder (1935) irrtümlicherweise als Kalkrosetten deutete. Die Anlagen des Telsons und der Uropoden ziehen sich deutlich von der Peripherie der Schwanzplatte zurück und es lassen sich in ihren einzelnen Teilen bereits die spätern Skulpturen erkennen. Wenige Tage vor der Häutung treten auch die Gastrolithen in Erscheinung, deren Bildung bereits besprochen worden ist (Seite 439, Tab. 11). Unmittelbar vor der Häutung verschwinden die blauen Pigmente, und das Krebschen nimmt ein blassrotes Aussehen an.

Die Länge des Intervalles zwischen der ersten und der zweiten Häutung ist, wie dasjenige zwischen Schlüpfen und erster Häutung weitgehend von den äussern Lebensbedingungen abhängig. In der Literatur findet sich immer wieder Chantran (1874) zitiert, der zwischen den beiden Häutungen eine Folge von 20—25 Tagen festgestellt hatte. Bei meinen Zuchttieren des

Jahres 1937 erfolgte die zweite Häutung 36—60 Tage nach dem Abstossen der ersten Exuvie; die Tiere der Zucht von 1938 häuteten sich mit Ausnahme des Hungertieres Nr. 15, das ein Intervall von 26 Tagen aufwies, 20—21 Tage nach der ersten Häutung.

Die Häutungsbedingungen in der Zucht von 1937 mussten zweifellos anormal oder die Tiere in einem sehr schlechten Gesundheitszustand gewesen sein; denn die früher besprochenen Gesetzmässigkeiten (Seite 422 und Tab. 9) fehlten nahezu vollständig, wogegen sie bei den Vorgängen des Jahres 1938, wenn auch an zahlenmässig geringem Material evident in Erscheinung traten. Dass noch im Datum des Häutungsbeginns ein Zusammenhang mit der ersten Häutung nachgewiesen werden kann, lehrt Tabelle 15.

Die starke, bis zu drei Wochen dauernde Verzögerung der Häutung innerhalb ein und desselben Geleges beweist das Krankhafte der Erscheinungen, denn zweifellos ist, wie durch die Zucht des Jahres 1938 bewiesen wurde, auch die zweite Häutung unter „normalen" Verhältnissen für die Tiere jedes Geleges zeitlich fixiert, und das Häuten ist in 1—2 Tagen erledigt (vergl. Tab. 11). In diesem Sinne sind die Zuchten der beiden genannten Jahre nahezu Grenzfälle.

Wenn sich auch in den beobachteten Zuchten die zweite postembryonale Häutung innerhalb eines weiten Intervalles nach der ersten vollzieht, so bin ich doch überzeugt, dass dieses Intervall unter guten Aussenbedingungen auf wenige Tage beschränkt ist und etwa 20 Tage nach der ersten Häutung beginnt.

Die Abnormität der Vorgänge in den Zuchten des Jahres 1937 wurde auch dadurch manifestiert, dass die Mehrzahl der Tiere die Häutung nicht zu vollenden im Stande waren, oder aus andern Gründen eingingen. 1938 haben sich alle Tiere mit einem Ausnahmefall, in welchem das Krebschen seine Antennen nicht aus den Futteralen der alten Cuticula zu befreien vermochte, glatt und innert kürzester Zeit gehäutet. Im Jahre 1937 aber waren solche Fälle, da die Tiere ihre Scheren, Antennen, Augen, Oesophag oder die ganze Kopfpartie nicht befreien konnten, die Regel.

Tabelle 15.

Gelege	Beginn der 1. Häutung	September 1937																				Oktober 1937							
		11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.	29.	30.	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
VIII *l*	30. Juli	1	1	1	1	5	–	–	3	1	–	–	1	–	–	–	–	1											
VIII *q*	6. August					1	–	1	3	–	2	–	–	–	–	1	–	–	–	–	2								
VIII *r*	8. August										1	3	4	1	–	–	–	–	–	–	1								
VIII *t*	8. August								2	–	1	4	3	3	4	3	–	1	2	–	1	–	–	–	–	–	–	1	1
VIII *u*	7. August								1	–	3	1	1	2	1	–	–	–	1	–	–	–	–	1	–	–	1		
VIII *v*	7. August					2	1	2	1	–	4	1	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
VIII *w*	8. August										6	9	5	3	3	–	–	1	1	2	1								
Total		1	1	1	1	8	1	3	10	1	17	18	14	9	8	4	–	4	4	2	5	–	–	1	–	–	1	1	2
Temperatur:		13,9	15,7	13,6	13,6	13,9		14,9			13,7	13,8	13,5	13,8	13,6	14,6		13,7	13,7	13,8	14,2	14,0	13,6	14,1	14,0				

Tabelle 16.

Kontroll-No.	Datum des Schlüpfens	Datum der 1. Häutung	Datum der 2. Häutung		Mittelwerte der Längenmasse zw. 1. u. 2. Häutung	Mittelwerte der Längenmasse nach der 2. Häutung	Zunahme	Weitere Angaben Bemerkungen
No.	Schl.	H_1	H_2		M_1	M_2	Z	
4	30. Juni od. 1. Juli	11./12. Juli	1. August	Thorax Abdomen Total	5,36 4,77 10,13	6,04 5,58 11,62	0,68 0,81 1,49	M_2 aus 5 Messungen
14	30. Juni od. 1. Juli	10./11. Juli	30. Juli	Thorax Abdomen Total	5,49 4,98 10,47	6,25 5,60 11,58	0,76 0,62 1,38	M_2 aus 4 Messungen
15	30. Juni od. 1. Juli	10./11. Juli	5. August	Thorax Abdomen Total	5,43 4,95 10,38	5,87 5,50 11,37	0,44 0,55 0,99 !	M_2 aus 3 Messungen Hungertier !
11	30. Juni	10./11. Juli	31. Juli	Thorax Abdomen Total	5,62 5,21 10,83	6,11 6,00 12,11	0,49 0,79 1,28	M_2 aus 4 Messungen
12	30. Juni	10./11. Juli	31. Juli	Thorax Abdomen Total	5,50 4,92 10,42	6,15 5,60 11,75	0,65 0,68 1,33	M_2 aus 2 Messungen
13	30. Juni	10./11. Juli	31. Juli	Thorax Abdomen Total	5,65 5,05 10,70	5,70 5,33 11,03	0,05 0,28 0,33 !	M_2 aus 3 Messungen Zuchtschale am Tageslicht !

Während der zweiten Häutung erfahren der ganze Körper und dessen Anhänge, vor allem aber die Platten des Schwanzfächers eine deutliche Streckung. Tabelle 16 ermöglicht einen Einblick in die Grössenverhältnisse der gehäuteten Tiere.

Die Längenzunahme ist vor allem im Cephalothorax wahrnehmbar, das Abdomen hat sich nur unwesentlich gestreckt, die Zunahme ist bedingt durch die Ausbildung des grossen Schwanzfächers, der, ausgebreitet, die Form eines Trapezes hat, wobei die kleine Grundlinie des Trapezes mit dem Ansatz des Fächers identisch ist. Durch diese Neubildung ändert sich der Charakter des gesamten Aussehens beträchtlich.

In den Tabellen 14 und 16 habe ich die Breite des Cephalothorax und die des Abdomens am zweiten Abdominalsegment nicht berücksichtigt, obwohl ich die entsprechenden Messungen gleichzeitig mit den übrigen Längenbestimmungen durchgeführt habe. Diese Messungen waren nicht sehr genau durchführbar und haben relativ starke Schwankungen ergeben, weil die Tiere gegen seitliche Berührung ihres Körpers ausserordentlich empfindlich waren und immer wieder versuchten, sich durch vehemente Abdomenschläge und Angriffe auf den Zirkel den Messungen zu entziehen. Meine Resultate zeigen nach der ersten Häutung eine durchschnittliche Breite des Thorax von 2,8—3,0 mm und am zweiten abdominalen Segment zur gleichen Zeit eine Breite von 1,8—2,0 mm. Nach der zweiten Häutung betrugen die resp. Masse etwa 2,9—3,1 mm und 2,0—2,2 mm. Von den übrigen Veränderungen im Verlaufe der zweiten Häutung war eine starke Längen- und Breitenzunahme der grossen Scheren augenfällig.

Mit dem Erreichen des dritten Stadiums sieht der Jungkrebs dem adulten Tier weitgehend gleich; vor allem sind die Proportionen des Körpers „grosso modo“ die des erwachsenen Tieres.

Die Pleopoden des ersten abdominalen Segmentes sind in ihren Anlagen schwach erkennbar, jedoch fehlen die Genitalöffnungen noch immer.

Die Pigmentverhältnisse sind im Grossen und Ganzen dieselben wie im vorhergehenden Stadium; immerhin weisen jetzt alle Thoracal- und Abdominalbeine vereinzelte rote Chromatophoren auf, und die weissen Farbstoffträger haben auf der dorsalen Seite

des Körpers, wo sie noch ausschliesslich auftreten, eine Vermehrung und stärkere Verbreitung gefunden. Sie liegen im Nackenschild dichter und kommen auch in den mittleren Partien der abdominalen Tergite gehäuft vor; ausserdem fand ich welche in den Seitenpartien des Körpers, mit Ausnahme der ovalen Bezirke des Cephalothorax, und vereinzelt und unregelmässig treten sie an der Dorsalseite aller Teile des Schwanzfächers auf.

Auffällig ist die Ruhestellung des Krebses in diesem Stadium; er trägt sein Abdomen nicht mehr gestreckt, sondern meist ventral umgeschlagen und drückt sich in den Zuchtgläsern und auch in den kleinen Porzellanschalen so in eine Kante, dass die Gehbeine der einen Körperseite am Boden, die der andern aber an der Gefässwand stützen. In entsprechender Weise geht er auch den etwas geneigten Wänden der Zuchtgläser entlang.

ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE.

I. Beiträge zur Biologie adulter Tiere.

1. An erwachsenen Krebsen habe ich einen deutlichen Thigmotropismus beobachtet, der in den seitlichen Körperpartien und den Tergiten des Abdomens besonders stark ausgeprägt zu sein scheint.

2. Der Kannibalismus unter Tieren gleichen oder verschiedenen Geschlechtes konnte durch Abgabe reichlicher und regelmässiger Fleischnahrung nicht vollständig unterdrückt werden.

3. Unter den Bedingungen meiner Versuche blieben die Krebse nur während einiger Monate am Leben. Vor dem Tode verliessen die Tiere ihre Schlupfwinkel und legten sich mehrheitlich im freien Bassin auf den Rücken.

4. Einzelheiten der Begattung werden Seite 396—399 dargestellt.

5. Eigene Beobachtungen haben diejenigen Voelkels bestätigt, dass ein Krebsmännchen innerhalb einer Geschlechtsperiode mehrere Weibchen begatten kann.

6. Die Eiablage erfolgte in den von mir beobachteten Zuchten innerhalb des von Chantran angegebenen Intervalls von 2—45 Tagen nach der Kopulation.

II. Ei- und Embryonalhüllen.

7. Wenn das Ei den Ovidukt verlässt, ist es von einer feinen Hülle, dem Chorion umgeben. Nach dem Eindringen eines Spermatozoons bildet sich um die Eizelle eine Befruchtungsmembran (Dottermembran), die sich von innen dem Chorion dicht anlegt. Um diese beiden Hüllen entsteht aus dem Sekret des Brutraumes eine Aufhängemembran, die sich in einen Stiel auszieht und das Ei an den Haaren der Pleopoden und der Abdomenunterseite aufhängt. Ob das Sekret, das den „Brutraum" erfüllt, nur in den Abdominaldrüsen, oder auch im Ovidukt ausgeschieden wird, kann noch nicht definitiv gesagt werden.

8. Ungefähr im Naupliusstadium des Embryos findet eine erste Häutung statt, der im Moment des Schlüpfens eine zweite folgt.

9. Der Embryo ist also unmittelbar vor dem Schlüpfen von fünf Hüllen umgeben.

10. In Schnitten habe ich im Naupliusstadium noch den etwas exzentrisch gelagerten Zentralkörper des Dotters gefunden.

III. Künstliche Zucht.

11. Entgegen der Angaben und Erfahrungen der Autoren habe ich in einer Reihe von Jahren Krebseier, die vom Muttertier losgelöst waren, zur Entwicklung und die Embryonen unter gewissen Bedingungen (vergl. Seite 420—423) zum Schlüpfen bringen können. Die geschlüpften Tiere entwickelten sich weiter und vollzogen die erste und zweite postembryonale Häutung.

IV. Embryonalentwicklung.

12. Im Verlaufe der Entwicklung des Flusskrebses habe ich Phasen besonderer Empfindlichkeit für äussere Einflüsse festgestellt, so während und unmittelbar nach der Furchung, vor allem im Zeitpunkt der ersten Anlage des Embryos im Ei, dann wieder im Naupliusstadium, beim Schlüpfen, bei den Häutungen und besonders stark nach der zweiten postembryonalen Häutung.

V. Schlüpfen.

13. Aus den am Muttertier befestigten Eiern schlüpfen die Larven meist ohne nennenswerte Verluste und innerhalb weniger Minuten oder Stunden. Ebenso rasch und verlustlos geht der Akt bei künstlich aufgehängten Eiern vor sich, während die Embryonen aus Eiern, die auf dem Boden der Zuchtgefässe lagen, oft mehrheitlich nicht zum Schlüpfen kamen, wenn sich auch, verspätet, noch ein dorsaler Querriss in den Eihüllen bildete.

14. Das Schlüpfen scheint innerhalb der Schlüpfperiode gleichmässig über Tag und Nacht verteilt vor sich zu gehen.

15. Die Embryonen sind dabei nur während einer beschränkten Zeit schlüpfbereit. Das Schlüpfen erfolgt innerhalb eines gesunden Geleges gleichzeitig oder innerhalb eines Intervalles von 1—2 Tagen. Verzögerungen im gesamten oder im individuellen Verlauf des Schlüpfens weisen auf Krankheit oder Anomalien hin.

16. Die Befreiung aus dem Ei wird durch einen, in Bezug auf den Embryo, dorsalen Querriss der Hüllen eingeleitet. Der Embryo wird ohne bemerkenswerte eigene Mithilfe rückenvoran befreit und fällt infolge seines Körpergewichtes aus den leeren Hüllen. Dabei halten die einrollenden Ränder der drei äussersten Eihüllen die Naupliushaut und die im Moment des Schlüpfens abzustossende Cuticula fest. Diese praelarvale Cuticula wird der herausfallenden Larve über das Abdomen

und über die Scherenbeine abgezogen. Am Abdomenende der geschlüpften Larve bleibt sie mit einem Sekret aus besonderen Drüsen festgeheftet und an den Scherenenden, die eingebogene hakenförmige Zähne aufweisen, bleibt die umgestülpte Hülle hängen, während die cuticulären Futterale über die übrigen Körperteile unbehindert abgestreift werden können.

Damit ist mit Bestimmheit festgestellt, dass die Larve automatisch und sicher an den leeren Eihüllen und damit am Muttertier aufgehängt wird.

17. Die schlüpfenden Jungen sind mit typischen larvalen Organen ausgerüstet (Scherenhaken und Telsonstacheln), die bei der ersten postembryonalen (= larvalen) Häutung verloren gehen.

VI. Schlüpfen — erste Häutung.

18. Unter den Bedingungen meiner Zuchten häuteten sich alle gesunden Larven von *Astacus fluviatilis* im Jahre 1937: 16—17 Tage, im Jahre 1938: 10—11 Tage nach dem Schlüpfen.

19. Das Intervall Schlüpfen — Häuten erstreckte sich im Jahre 1937 für Larven von *Astacus torrentium* über 17—19 Tage.

20. Es besteht eine genaue zeitliche Abhängigkeit dieser beiden Ereignisse, indem sich alle Larven, die sich am ersten Tag der Schlüpfperiode eines Geleges aus den Hüllen befreiten, am ersten oder zweiten Tag der Häutungsperiode dieses Geleges häuteten, die des zweiten Schlüpftages am zweiten oder dritten Häutungstag usw. Etwa vom vierten Tag an verschwinden diese Gesetzmässigkeiten; das Schlüpfen ist bereits verzögert und damit anormal.

21. Bis zur ersten postembryonalen Häutung weisen alle Tiere einen Rest von Nahrungsdotter auf.

22. 4—10 Tage vor dieser Häutung beginnt der Aufbau der Gastrolithen, deren Grössen- und Dickenzunahme infolge der Durchsichtigkeit des Rückenpanzers und der seitlichen Lage der Larven beobachtet werden kann.

23. Die Gastrolithen gelangen nach der Häutung in den Magen und werden dort im Verlaufe von 24 Stunden abgebaut.

VII. Zweite Häutung.

24. In meinen Zuchten des Jahres 1937 erfolgte die zweite Häutung 20—60 Tage, in denen des Jahres 1938 20—26 Tage nach der ersten Häutung.

25. Nach der zweiten Häutung hat der Jungkrebs die Proportionen und Formen des adulten Tieres erworben; sein Schwanzfächer hat nun endgültige Gestalt.

VIII. Grösse der Tiere.

26. Frisch abgelegte Eier von *Astacus fluviatilis* haben einen Durchmesser von 2,5—2,8 mm, der im Verlaufe der Embryonalentwicklung bis auf maximal 3,4 mm zunimmt.

Frischgeschlüpfte Larven haben einen stark gekrümmten Körpers der sich im Verlaufe der ersten postembryonalen Lebensperiode zusehend, streckt.

Nach der ersten Häutung haben die Tiere eine durchschnittliche Körperlänge von 10,5 mm (von der Rostrumspitze bis zu den Spitzen der Telsonstacheln) erreicht und nach der zweiten Häutung eine solche von 11,6 mm.

IX. Färbung.

27. In der Endphase der Embryonalentwicklung erscheinen im Embryo die ersten roten Chromatophoren. Ihre Zahl wird bis zum Schlüpfen und unmittelbar danach vergrössert. Am zweiten Tag nach dem Schlüpfen habe ich starke blaue Pigmente festgestellt, die am letzten Tag vor der ersten Häutung wieder verschwanden.

28. Nach der ersten Häutung waren die roten Chromatophoren wieder vermehrt und die blauen Pigmente erschienen wieder.

Die roten Chromatophoren weisen in verschiedenen Gebieten des Körpers morphologische und physiologische Unterschiede auf. Nach der ersten Häutung treten erstmals weisse Chromatophoren im Gebiete des Nackenschildes in Erscheinung; etwas später beginnt sich das Chitin des Körpers gelb zu färben.

29. Nach der zweiten Häutung erscheinen die ersten roten Chromatophoren auf der Ventralseite des Körpers, die bis dahin infolge lokaler Pigmentansammlungen an den Basen der Gehbeine fein blau getönt war. Rote und vor allem weisse Chromatophoren haben an Zahl zugenommen.

30. Versuche haben gelehrt, dass Jungkrebse der beschriebenen Stadien eine deutliche Tag- und Nachtfärbung aufweisen.

31. Bei bisherigen Färbungsuntersuchungen ist der Ernährungszustand der Tiere nie berücksichtigt worden; er hat jedoch fundamentalen Einfluss auf die Gesamtfärbung.

32. Die Gebiete mit morphologisch verschiedenen roten Chromatophoren zeigen auf Lichtreize unterschiedliche Reaktionen. Die weissen Chromatophoren verhalten sich in der Pigmentbewegung ungefähr reziprok zu den roten.

VERZEICHNIS DER ZITIERTEN LITERATUR

1907. Andrews, E. A. *The Joung of the Crayfishes Astacus and Cambarus.* Smithsonian Contributions to Knowledge, Vol. 35, S. 5-79, 1 Textfig., 9 Tafeln.

1824. Audouin, M., im Dictionnaire classique d'Hist. naturelle, T. VI, S. 60.

1868. Bate, C. Sp. und Westwood, I. O. *A history of the British sessile-eyed Crustacea.* (Zitat: Vol. 2, S. 381). London, John van Voorst. 2 Bände.

1932. Baumann, H. *Die postembryonale Entwicklung von Potamobius astacus L. bis zur zweiten Häutung.* Zs. wiss. Zool., Bd. 141, S. 36-51, 18 Textabb.

1870. van Beneden, E. *Recherches sur l'embryogénie des Crustacés.* Bull. Acad. R. Belgique, Sér. 2, T. 29.

1870. van Beneden, E. et Bessels, E. *Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes.* Mém. cour. et Mém. Sav. étrang. Acad. R. Belgique, T. 34, S. 1-59, 5 Tafeln.

1913. Binford, R. *The germ-cells and the process of fertilization in the crab Menippe mercenaria.* J. Morph. Philadelphia, Vol. 24, S.147-202, 9 pl. Zitiert nach Krumbach-Kükenthal 1926, Crustacea, S. 509.

1829-1833. Brand und Ratzeburg. *Medizinische Zoologie.* Bd. II, S. 58-70.

1875. Braun, M. *Über die histologischen Vorgänge bei der Häutung des Astacus fluviatilis.* Arbeiten Zool. Inst. Würzburg II, S. 121-166, 2 Tafeln.

1877. —— *Zur Kenntnis des Vorkommens der Speichel- und Kittdrüsen bei den Dekapoden.* Arbeiten Zool. Inst. Würzburg III, S. 472-479, Tafel XXI.

1869. Carbonnier, P. *L'écrevisse.* Paris.

1870. Chantran, S. *Observations sur l'histoire naturelle des écrevisses.* C.R. Acad. Sc. Paris, T. 71, S. 43-45.

1871. —— *Nouvelles observations sur le développement des écrevisses et sur la régénération des membres.* C.R. Acad. Sc. Paris, T. 73, S. 220-221.

1872. —— *Sur la fécondation des écrevisses.* C.R. Acad. Sc. Paris, T. 74, S. 201-202.

1874. —— *Observations sur la formation des pierres.* C.R. Acad. Sc. Paris, T. 78, S. 655-657.

1908. Chidester, F. E. *Notes on the daily life and food of Cambarus bartonius bartoni.* Amer. Naturalist, Vol. 42, S. 710-716.

1910. Doflein, F. *Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen.* Festschrift für Richard Hertwig, Bd. 3, S. 215-292, 16 Textabb., 4 Tafeln.

1906. Dröscher, W. *Der Krebs und seine Zucht.* J. Neumann, Neudamm.

1905*a*. de Drouin de Bouville, R. *Observations sur la reproduction chez l'écrevisse. Epoque et fréquence des accouplements.* C.R. Soc. Biol. Paris, T. 57, S. 917-919.

1905*b*. —— *Observations sur la reproduction chez l'écrevisse. Conditions d'accouplement favorables.* C.R. Soc. Biol. Paris, T. 57, S. 919-921.

1843. Erdl, M. P. *Entwicklung des Hummereies von der ersten Veränderung im Dotter bis zur Reife der Embryonen dargestellt.* C.R. Acad. Paris, T. 17, S. 321-322.

1935. Fage, L. *Remarques sur la mue des crustacés.* Arch. Mus. Paris, T. 12, Sér. 6, S. 363-375.

1917. Fasten, N. *Male reproductive organs of Decapoda with special reference to Puget Sound forms.* Publ. Puget Sound Mar. Stat., Bd. 1, S. 285-307, Tafeln 71 u. 72.

1913. Fuchs, R. F. *Der Farbenwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere.* Hdb. d. vergl. Phys., Bd. 3, S. 1285-1368.

1910. Gamble, F. W. *The relation between light and pigment-formations in Crenilabrus and Hippolyte.* Quart. J. Micr. Sc., Vol. 55 (New Ser.), S. 541-583.

1709. Geoffroy, le jeune. *Observations sur les écrevisses de rivière.* Hist. Acad. R. Sc. Paris, S. 309-314.

1931. Gravier, Ch. *La ponte et l'incubation chez les Crustacés.* Ann. Sc. nat. Paris, Sér. 10, T. 14, S. 303-418.

1857. Haeckel, E. *Über die Gewebe des Flusskrebses.* Müllers Archiv f. Anatomie, S. 469-568, 2 Tafeln.

1911. Herrick, F. H. *Natural history of the American lobster (Hom. americanus).* Bull. Bur. Fish, Vol. 29.

1881. Huxley, T. H. *Der Krebs.* F. A. Brockhaus, Leipzig, S. 1-300, 82 Abb.

1903. Keeble, F. and Gamble, F. W. *The colour physiology of higher Crustacea.* Proc. R. Soc. London, Bd. 71, S. 69-71, Abstract.

1906. Koltzoff, N. K. *Studien über die Gestalt der Zelle. 1. Untersuchungen über die Spermien der Decapoden als Einleitung in das Problem der Zellgestalt.* Arch. mikr. Anat., Bd. 67 (3), S. 364-572.

1902. Korschelt, E. und Heider, K. *Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere.* Allg. Teil. 1. u. 2. Liefg.

1935. — —— *Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere.*

1934. Krainska, M. K. *Recherches sur le développement d'Eupagurus prideauxi Leach.* I. *Segmentation et gastrulation.* Bull. Acad. Polon. Sc. et Lettr., Sér. B, Sc. Nat. (II), S. 149-165, 3 Textfig., 1 Tafel.

1926. Krumbach, T. *Handbuch der Zoologie*, gegründet von W. Kükenthal, zitiert als Krumbach-Kükenthal. Gruyter, Berlin u. Leipzig, Bd. 3, 1. Teil, S. 840-1038.

1910. Lampert, K. *Das Leben der Binnengewässer.* Leipzig.

1823. Leach. *Dictionnaire des sciences naturelles.* T. XXVIII, S. 308.

1854. Lereboullet, A. *Résumé d'un travail d'embryologie comparé sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse.* Ann. Sc. nat. (Zoologie) (Sér. 4), Paris, T. 1, S. 237-289 und T. 2, S. 39-80.

1860. —— *Recherches sur le mode de fixation des œufs aux fausses pattes abdominales dans les écrevisses.* Ibidem, Sér. 4, T. 14, ebenso C.R. Paris, T. 52 (Zool.).

1862. —— *Recherches d'embryologie comparée sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse.* Mém. Sav. étrang. Acad. Sc. Inst. Imp. France, Paris, T. 17, S. 447-790, 6 Tafeln.

1928. Manton, S. M. *On the embryology of a mysid crustacean Hemimysis lamornae.* Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, 216, S. 363-455.

1883. Matzdorff, C. *Über die Farbe von Idothea tricuspidata Desm.* Jena. Zs. f. Natwiss., Bd. 16, N.F. Bd. 9, S. 1-58.

1877. Mayer, P. *Zur Entwicklungsgeschichte der Decapoden.* Jena. Zs. f. Natwiss., Bd. 11, N.F. Bd. 4, S. 188-269, 2 Tafeln.

1911. Menke, H. *Periodische Bewegungen und ihr Zusammenhang mit Licht und Stoffwechsel.* Arch. f. ges. Phys. Mensch u. Tiere, Bd. 140, S. 37-91, 1 Tafel.

1880. Micha. *Der Flusskrebs.* Deutsche Fischereizeitung.

1873. Möbius, K. *Die wirbellosen Tiere der Ostsee.* Jahrb. d. wiss. Kom. Unters. Meere, Kiel für 1871, 1. Jahrgang.

1901. Ortmann, A. *Decapoda*, in: *Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, S. 752-1319.

1926. Pesta, O. *Decapoda*, in: *Biologie der Tiere Deutschlands*, herausgeg. von P. Schulze. Bornträger, Berlin, 17. Liefg., S. 19-58.

1829. Rathke, H. *Untersuchungen über die Bildung und Entwicklung des Flusskrebses.* L. Voss, Leipzig.

1886. Reichenbach, H. *Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses.* Abhandlg. d. Senckenberg. Natf. Ges. Frankfurt a./M., Bd. 14, Heft 1, S. 1-120, 14 Tafeln.

1924. Ringel, M. *Zur Morphologie des Vorderdarmes (Schlund und Magen) von Astacus fluviatilis.* Zs. wiss. Zool., Bd. 123, S. 498-554.

1755. Roesel von Rosenhof, A. J. *Der monatlich herausgegebenen Insektenbelustigung*, 3. Teil, Nürnberg.

1872. Robin. (Referat über die Arbeit von Chantran 1872, siehe Chantran 1872.)

1665. Sachs a Lewenheimb. *Gammarologia s. Gammarorum vulgo Cancrorum consideratio.* Zitiert nach Voelkel 1919.

1892. Schiemenz, P. *Der Flusskrebs.* Deutsche Fischereizeitung.

1916. Schikora, F. *Die Wiederbevölkerung der deutschen Gewässer mit Krebsen.* Hübner, Bautzen.

1893. Schillinger, A. *Der Krebs als Aasfresser.* Allg. Fischereizeitung, Jahrg. 18, No. 7, S. 114-115.

1911. Skorikow, A. S. und Redikorzew, W. W. *Über eine neue Drüse des Flusskrebses, Potamobius astacus Leach.* Zool. Anz., Bd. 37, S. 420-424.

1923. Sollaud, E. *L'embryogénie des crustacés décapodes de la sous-famille des Palaemoninae.* Thèse Fac. Sc. Paris. Ed. Bull. Biol. France et Belgique, S. 1-231, 17 Textfig., 5 Doppletafeln.

1872. Steffenberg, A. *Bidrag till Kännedomen om flodkräftans naturalhistoria.* Diss. Upsala, Auszug in Zoological Record IX.

1929. Terao, A. *On the embryonic development of the spiny lobster, Panulirus japonicus.* Japan. Journ. Morph., Vol. 2, No. 4, S. 388-449, 5 Tafeln.

1882. Vitzou, A. N. *Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les crustacés décapodes.* Arch. Zool. expér. et gén., T. 10, S. 451-576, 6 Tafeln.

1919. Voelkel, H. *Beiträge zur Biologie des Flusskrebses (Potamobius astacus Leach).* Diss. Marburg.

1870. Waldeyer. *Eierstock und Ei, ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane.* Engelmann, Leipzig. 160 Seiten, 6 Tafeln.

1935. Zehnder, H. *Über die Embryonalentwicklung des Flusskrebses.* Diss. Univers. Zürich, Acta zoologica, Bd. XV, Stockholm, S. 262-300, 23 Textabbildg., 25 Tafeln.

CURRICULUM VITAE

Ich, Albert Bieber, wurde am 4. Juli 1906 als Sohn des Albert und der Emma Bieber-Gysin in Basel geboren und bin in Basel und in Stüsslingen (Kt. Solothurn) heimatberechtigt.

Nach dem Besuche der Basler Primarschule und der untern Abteilung des Humanistischen Gymnasiums trat ich 1921 in die Obere Realschule über und erhielt dort im Herbst 1925 das Reifezeugnis.

Im Wintersemester 1925/26 begann ich an der Universität Basel mit dem Studium der Mathematik und der Naturwissenschaften, absolvierte daneben den Eidgenössischen Turnlehrerkurs und bestand im Frühling 1928 die Prüfung für das Eidgenössische Turnlehrerdiplom I. Nach dem Besuch des Kantonalen Lehrerseminars bestand ich im Frühling 1929 den paedagogischen Teil des Mittellehrerexamens, dem im März 1931 die wissenschaftliche Prüfung folgte. Im Frühjahr 1932 bestand ich die wissenschaftliche und im September des gleichen Jahres die paedagogische Prüfung für das Diplom des Lehramtes an obern Schulen.

Seit dem Herbst 1927 vikarierte ich, zeitweise mit grössern festen Pensen für Turnen und Mathematik, an Unter- und Oberstufe des Humanistischen Gymnasiums, an der Realschule, später am Realgymnasium und am Mathematisch-naturwissenschaftlichen Gymnasium.

Im Studienjahr 1931/32 war ich 2. Assistent an der Zoologischen Anstalt, konnte mein Amt aber ab November wegen eines grossen Vikariates am Mädchengymnasium nicht mehr weiterführen. Seit April 1932 bin ich als Lehrer für Mathematik und Turnen an der Unter- und Oberstufe des Realgymnasiums angestellt.

Die vorliegende Arbeit entstand neben meiner Lehrtätigkeit unter der Leitung meines sehr verehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. Ad. Portmann.

Meine wissenschaftliche Ausbildung erhielt ich in den Vorlesungen und praktischen Kursen der Herren Professoren Fichter, Hagenbach, Handschin, Mohrmann, Niethammer, Ostrowski, Portmann, Rupe, Senn, Spiess, Vischer, Zickendraht, Zschokke und der Herren Priv.-Dozenten Buchner und Flatt.